Verhaltensstudie zur musterinduzierten Höhenorientierung der Fliege MUSCA DOMESTICA

Dissertation
zur Erlangung des Grades eines Doktors
der Naturwissenschaften

dem Fachbereich Biologie
der
Eberhard-Karls-Universität
zu Tübingen

vorgelegt von
Christian Wehrhahn
aus Tübingen

1975

1974

75 66

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41546528_0043

Verhaltensstudie zur musterinduzierten Höhenorientierung der Fliege MUSCA DOMESTICA

Dissertation

zur Erlangung des Grades eines Doktors
der Naturwissenschaften

dem Fachbereich Biologie
der
Eberhard-Karls-Universität
zu Tübingen

vorgelegt von
Christian Wehrhahn
aus Tübingen

1975

Tag der mündlichen Prüfung: 10. 7. 1974

Dekan	Professor Dr. D. Sperlich
1. Berichterstatter	Professor Dr. W. Reichardt
2. Berichterstatter	Professor Dr. D. Varjú

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

FOTODRUCK PRÄZIS Barbara v. Spangenberg KG · Tübingen

INHALTSVERZEICHNIS

1.0 Einleitung und Problemstellung 1

2.0 Material und Methoden 6

3.0 Experimentelle Ergebnisse 10

3.1 Eigenverhalten 10

3.2 Orientierungsverhalten 11

3.3 Die mittlere Position des Streifens während der Fixation 13

3.4 Die Ursachen der stabilen Streifenfixation 13

3.5 Messung der Liftkraftverteilungsfunktion 15

4.0 Phänomenologische Theorie 16

4.1 Die Bewegungsgleichung 17

4.2 Ableitung von Versuchsbedingungen zur Prüfung von Gl. (4) und einer linearen Näherung von P in z und ż in der Umgebung des stabilen Gleichgewichts 18

4.3 Die lineare Näherung der Bewegungsgleichung ... 21

5.0 Das Orientierungsverhalten gegenüber einem Panorama mit zwei Streifen 25

6.0 Unterschiedliche Reizbedingungen für die Komplexaugen 27

6.1 Der Bereich binokularer Sehfeldüberlappung bei Musca 27

6.2 Prüfung der Hypothese einer linearen Unabhängigkeit beider Komplexaugen bei der Perzeption vertikaler Bewegungsabläufe 29

6.3 Variation der mittleren Leuchtdichte und des Polarisationswinkels 32

7.0 Selektive Reizung der Systeme D und H 36

8.0 Diskussion der Ergebnisse 42

Literatur 57

Zusammenfassung 62

1.0 Einleitung und Problemstellung

Das visuelle System der Fliege Musca domestica wird von den Komplexaugen, den Retinae mit nachgeschalteten optischen Ganglien, den drei Stirnozellen mit ihren neuralen Zentren und einem Teil des zentralen Hirns gebildet. Die Anordnung der Sinneszellen und Interneurone - zumindest im ersten optischen Ganglion - zeichnet sich durch einen ungewöhnlich hohen Grad repetitiver, räumlicher Ordnung aus; siehe zum Beispiel Cajal y Sanchez (1915), Braitenberg (1967), Braitenberg and Strausfeld (1973), Strausfeld (1974). Daher eignet sich das visuelle System der Fliege Musca besonders gut als Modell für eine funktionelle und strukturelle Analyse hochentwickelter Zentralnervensysteme, Reichardt (1970).

Verhaltensexperimente an fixiert fliegenden Fliegen haben gezeigt, dass visuelle Reize die Orientierung dieser Insekten wesentlich bestimmen, Fermi und Reichardt (1963), Götz (1964), Götz (1968), Eckert (1973), Reichardt (1973), Götz und Wenking (1973). Aus einer Analyse des durch optische Reize induzierten Flugverhaltens lassen sich daher Aufschlüsse über Aufnahme und Verarbeitung optischer Informationen im Zentralnervensystem der Fliege gewinnen.

Ein möglicher Ansatz für die Analyse besteht darin, das beobachtete Verhalten konzeptuell in zwei Komponenten aufzuspalten. Die eine Komponente, das "Eigen"verhalten entspräche dem Flugverhalten in einer überall gleich hellen, kontrastlosen Umwelt. Die andere Komponente, das induzierte Flugver-

halten, würde durch retinale Bilder oder Bildverschiebungen ausgelöst. Das freie Flugverhalten in einer gemusterten Umwelt wäre dann als Resultat einer Wechselwirkung zwischen den neuralen Korrelaten von "Eigen"- und induziertem Verhalten zu verstehen. Diesem Ansatz folgend besteht die Analyse wesentlich aus der Klärung von drei Teilproblemen, und zwar der Charakterisierung von "Eigen"verhalten und induziertem Verhalten und der Beschreibung der Wechselwirkung der neuralen Korrelate dieser beiden Komponenten.

Das Flugverhalten einer Fliege in einer sie umgebenden ruhenden Umwelt lässt sich in einem Regelkreisschema darstellen, wobei die Umwelt als Regelstrecke, Auge, Zentralnervensystem und Motorik der Fliege als Fühler, Messwertgeber und Stellglied und ihre (messbare) Reaktion als Ausgangsgrösse aufgefasst werden können. Die Bestimmung der Parameter, die über das visuelle System das Flugverhalten beeinflussen und als Regelgrössen in die Beschreibung eingehen, ist der Gegenstand verhaltensphysiologischer Untersuchungen.

Im freien Flug verfügt eine Fliege über sechs Freiheitsgrade der Bewegung und zwar drei der Drehbewegungen (Rotationen) und drei der fortschreitenden Bewegungen (Translationen). Dabei werden Kopfbewegungen relativ zum Körper der Fliege vorerst vernachlässigt. Unter der Voraussetzung, dass durch optische Informationen der Bewegungsablauf in allen sechs Freiheitsgraden beeinflusst wird, lassen sich zwei zugehörige Reaktionsklassen definieren: Einerseits Reaktionen, die zu Drehbewegungen, andererseits Reaktionen, die zu fortschreitenden

Bewegungen führen. Um Wechselwirkungen zwischen den einzelnen Freiheitsgraden der Bewegung zunächst auszuschliessen, erscheint es sinnvoll, die Reaktion im Hinblick auf je einen einzelnen Freiheitsgrad zu untersuchen. Dies lässt sich erreichen, indem eine Versuchsfliege im Raum festgelegt wird und die während des Fluges erzeugten Drehmomente bzw. Kräfte gemessen werden. Bei diesem Verfahren wird der Regelkreis Fliege - Umwelt geöffnet und damit der Fliege die Möglichkeit der Rückwirkung auf Ihre Umgebung genommen. Deshalb spricht man in diesem Fall von Experimenten, die unter "open-loop"-Bedingungen vorgenommen werden.

Wird ein Reizmuster um die Hochachse einer Fliege gedreht, so übt das raumfest fliegende Tier auf seine Befestigung ein gleichgerichtetes Drehmoment aus. Es würde im freien Flug zu einer Verminderung der relativen Winkelgeschwindigkeit zwischen Reizmuster und Versuchstier führen. Die Grösse dieses Drehmoments ist ein Mass für die optomotorische Wendereaktion. Ihre Abhängigkeit von verschiedenen Musterparametern (wie z.B. Struktur, Helligkeit, Position, Geschwindigkeit) gibt Aufschluss über die Funktionsstruktur des verantwortlichen Perzeptionsmechanismus im ZNS dieser Insekten. Hassenstein und Reichardt (1953), Reichardt (1957) und Reichardt (1961) haben auf der Basis solcher "open-loop"-Experimente am laufenden Rüsselkäfer Chlorophanus viridis ein Funktionsmodell der Bewegungsauswertung aufgestellt, das auch später erhobene experimentelle Befunde an Musca domestica, Drosophila melanogaster und Schistocerca gregaria beschreibt; Götz (1964),

Thorson (1966), Eckert (1973), Poggio und Reichardt (1973b).

Als eine erste Annäherung an die Bedingungen des freien Flugs können "closed-loop"-Experimente angesehen werden, bei denen für einen der sechs möglichen Freiheitsgrade der Bewegung der Regelkreis zwischen Fliege und Muster geschlossen wird. So lässt sich zum Beispiel das im raumfesten Flug gemessene Drehmoment um die Hochachse der Fliege dazu verwenden, die Bewegung der Umwelt um diese Achse vorzeichenrichtig zu steuern, wobei das Verhältnis zwischen Drehmoment und Winkelgeschwindigkeit des Umwelt-Panoramas an die Bedingungen des freien Flugs angepasst ist. Wird ein Panorama angeboten das nur aus einem vertikalen, schwarzen Streifen auf einem homogen hellen Hintergrund besteht, so stabilisiert sich nach einem Einschwingvorgang die Lage des Streifens in der Flugrichtung der Fliege. Dieses Verhalten wurde zuerst von Reichardt und Wenking (1969) beschrieben und später mit "musterinduzierte Flugorientierung" bezeichnet, Reichardt (1973). Eine Theorie der musterinduzierten Flugorientierung (um die Hochachse der Fliege) wurde von Poggio und Reichardt (1973a) entwickelt.

Einige der Experimente, die von Reichardt (1973) beschrieben wurden, führen zu der Vermutung, dass die musterinduzierte Flugorientierung ein elementarer Verhaltensbestandteil des Mustersehens sein könnte, d.h. als "Projektion" des komplexen Verhaltens "Mustersehen" auf den Freiheitsgrad der Rotation um die Hochachse aufzufassen wäre. Eine weitergehende Analyse des Mustersehens kann jedoch nicht auf einen

dynamischen Freiheitsgrad beschränkt bleiben, weil jedes reale Muster in mindestens zwei Dimensionen abgetastet werden muss, um vollständig übertragen und perzipiert werden zu können.

Bei den Fliegen Musca und Drosophila bietet sich als zweiter Freiheitsgrad der bereits von Götz (1968, 1969) untersuchte Flugschub an. Aus dem Vorzeichen der Reaktion wurde geschlossen, dass die optomotorische Flugkraftsteuerung eine visuelle Flughöhenregelung bewirken muss. Diese Reaktion wird am stärksten durch Musterbewegungen in senkrechter Richtung beeinflusst. Um zunächst ohne umfangreiche Voruntersuchungen die für "closed-loop"-Bedingungen notwendige Eindeutigkeit der Beziehung zwischen Ausgangsgrösse und Regelgrösse zu erreichen, wurde als Ausgangsgrösse die zum Schub senkrechte Kraft, der Lift, gewählt, dem die Relativbewegung von Mustern in der Vertikalen als Regelgrösse eindeutig zugeordnet werden kann. Durch diese Bedingungen wird das dieser Arbeit zugrunde liegende "closed-loop"-Experiment festgelegt: Die Abweichungen vom Liftkraft-Mittelwert einer fixiert fliegenden Versuchsfliege werden so an ein Muster-Panorama gekoppelt, dass eine nach oben gerichtete Kraft eine Muster-Bewegung nach unten bewirkt und umgekehrt. Wird einer Versuchsfliege ein dunkler, horizontal orientierter Streifen auf hellem Untergrund als Panorama angeboten, so stabilisiert das Tier nach einem Einschwingvorgang die Position des Streifens so, dass sich sein Abbild im statistischen Mittel etwas unterhalb der Ebene des Augenäquators befindet. Dieses Verhalten wird "relative Höhenorientierung" genannt, Wehrhahn und Reichardt (1973),

und ist Gegenstand der hier beschriebenen Untersuchungen. Ein ähnliches Verhalten, das unter Einkoppelung des Flugschubs an der Fruchtfliege Drosophila m. gemessen wurde, konnte von Götz (persönliche Mitteilung) beobachtet werden.

Die vorliegende Untersuchung gliedert sich in zwei Teile: Im ersten Teil habe ich es unternommen, das Verhalten der relativen Höhenorientierung zu analysieren und mit dem der Richtungsorientierung (um die Hochachse der Fliege) zu vergleichen. Im zweiten Teil habe ich nach allgemeinen Funktionsprinzipien gesucht, die dem Orientierungsverhalten zu Grunde liegen. Dabei steht im Vordergrund die Frage nach der Beteiligung der beiden Rezeptorsysteme R 1-6 und R 7/8 am Orientierungsverhalten und die mögliche Wechselwirkung zwischen den nervösen Teilkorrelaten beider Augen, die zum Orientierungsverhalten beitragen.

2.0 Material und Methoden

Alle hier beschriebenen Experimente wurden mit 3-8 Tage alten Weibchen der Stubenfliege Musca domestica durchgeführt, die im Institut in mehreren Zuchten gehalten wird. Für die Untersuchungen, die eine raumfeste Aufhängung an einem Kompensations-System erfordern, ist es notwendig, die Versuchsfliegen am Thorax halten zu können. Um die Durchführung der Präparation zu ermöglichen, wurden die Versuchsfliegen kurzfristig mit CO_2 betäubt. Sodann wurden Kopf und vorderer Thoraxrand mit einer Wachsbrücke verbunden, um Kopfbewegungen zu verhindern. Über dem Thoraxrand wurde ein Pappdreieck an der Wachsbrücke befestigt, das eine raumfeste Aufhängung am Kompensator ermöglicht. Da nur die Komplexaugen optisch gereizt werden sollten, wurden die Ocellen mit russgeschwärztem Bienenwachs abgedeckt. Die

Versuchsfliegen wurden frühestens 12 Stunden nach der Präparation für die Experimente verwendet, um ein Verschwinden der Betäubungswirkung und eine Gewöhnung an Wachsbrücke und Pappdreieck zu bewirken. Die präparierten Versuchstiere wurden in Plastikkäfigen gehalten und mit Agar, Zucker, Ovomaltine und Wasser versorgt.

Während eines Experiments ist eine Versuchsfliege mit ihrem Pappdreieck fest in eine Klammer gespannt, die sie mit dem nachstehend beschriebenen Kompensations-System verbindet. Um die während des fixierten Fluges einer Versuchsfliege auftretenden Liftkräfte kontinuierlich messen zu können, wurde ein geringfügig veränderter Schubkompensator nach Götz und Wenking (Götz 1968) verwendet, der in Abb. 1 abgebildet ist. In dieser Anordnung ist die Klammer, an der die Fliege befestigt ist, mit einem Pendel verbunden, dessen stabile Lage durch die Horizontale ausgezeichnet ist. Das Pendel ist mit einer einseitig befestigten starken Blattfeder verbunden, sodass Abweichungen von der Ruhelage nur in vertikaler Richtung möglich sind. Im Schwerpunkt des Pendels ist ein kleiner würfelförmiger Permanentmagnet so angebracht, dass Nord- und Südpol je auf einer Seite der Pendelachse rechtwinklig zur Schwingungsebene liegen. Die Polenden sind durch aufgeklebte Mu-Metallplättchen hoher magnetischer Permeabilität vergrössert, wodurch ein homogener magnetischer Fluss bewirkt wird. Durch einen schmalen Luftspalt vom einen Pol des Magnets getrennt befindet sich der mittlere Querbalken eines E-förmigen Ferritkerns, dessen Längsachse senkrecht steht. Die äusseren Querbalken des E-Kerns sind von zwei Spulen gleicher Windungszahl umgeben. Die Spulen werden durch Wechselstrom der Frequenz 75 kHz erregt und sind so geschaltet, dass sich der magnetische Fluss durch den Mittelbalken des Ferritkerns aufhebt. In der Spule (Signalspule), die sich auf dem Mittelbalken befindet, wird daher nur dann ein Strom induziert, wenn das Pendel aus seiner Ruhelage abgelenkt wird. Die Phase der in der Signalspule induzierten Wechselspannung hängt von der Richtung der Pendelbewegung ab. Sie wird von einem Breitband-Signal-

Demodulator (BSD) phasenabhängig gleichgerichtet, verstärkt und in den Kompensationsteil des Systems geführt. Dieser besteht aus zwei gleichen Spulen (Kompensationsspulen), die den der Signalspule abgewandten Pol des Magnets bzw. das aufgeklebte Mu-Metallplättchen so umgeben, dass das Pendel frei schwingen kann. Die Kompensationsspulen sind so geschaltet, dass die vom Kompensationsstrom erzeugte Lorentzkraft der von der Fliege ausgeübten Liftkraft entgegenwirkt. Der Betrag des Kompensationsstroms, bzw. die an einem Widerstand abgegriffene Kompensationsspannung hängen linear nach Vorzeichen und Betrag von der Kraft ab, die auf das Pendel wirkt. Eine statische Kalibration der Kompensations-Anordnung ist in Abb. 2 wiedergegeben. Der Frequenzgang des Kompensators verläuft flach bis zu einer Frequenz von etwa 10 Hz. Relativer Frequenz- und Phasengang sind in Abb. 3 dargestellt.

Die zur momentanen Liftkraft L(t) der fixiert fliegenden Versuchsfliege proportionale Ausgangsspannung des Kompensators kontrolliert die Vertikalgeschwindigkeit $\dot{z}(t)$ des Musters, das von den Projektoren erzeugt wird. Diese Kontrolle führt über einen Ankoppelungsteil, dessen Ausgang mit der Motorsteuerung verbunden ist; sie wirkt ihrerseits auf die mit den Projektoren verbundenen Servomotoren. Im elektronischen Ankoppelungsteil wird zwischen L(t) und $\dot{z}(t)$ die Erfüllung der Beziehung

$$m\,\ddot{z}\,(t) + k\,\dot{z}(t) = -\left[L(t) - L_o\right] \qquad (1)$$

erzwungen. Hierin entsprechen m der mittleren Masse einer Fliege (etwa 20 mg), k der Luftreibung, die bei Höhenveränderung auftritt und L_o dem zeitlichen Mittel von L(t). Die Vorzeichen des Lifts L(t) und der Mustergeschwindigkeit $\dot{z}(t)$ sind positiv, wenn L(t) und $\dot{z}(t)$ entgegen der Richtung der Erdbeschleunigung weisen. Gl. (1) stellt eine Approximation an die unter den Bedingungen des freien Fluges auftretenden Verhältnisse dar. Durch Änderung des Parameters $\frac{m}{k}$, bei festem m, lässt sich eine Versuchsfliege unterschiedlich stark an

ihr Panorama ankoppeln. Die aus diesem Transformations-Schritt resultierende Spannung, die proportional zu $\dot{z}(t)$ verläuft, wird der Motorsteuerung als Eingangsspannung zugeführt.

In diesem Zusammenhang sei hier noch die zu Gl. (1) korrespondierende Übertragungsfunktion $G(i\,\omega)$ zwischen L und $\dot{z}$ angegeben:

$$G(i\,\omega) = \frac{1}{m} \cdot \frac{1}{i\,\omega + \frac{k}{m}} \qquad \text{mit } \omega = 2\pi f . \tag{2}$$

Der Steuerungsteil für die zwei mit 50 Hz gespeisten Wechselstromservomotoren wurde von Herrn Dipl.-Phys. H. Wenking und Herrn Ing. M. Herre entwickelt. Der Frequenzgang dieser Motorsteuerung verläuft flach und phasenrein bis zu etwa 5 Hz.

Fest an die Motorachse gekoppelt ist ein Ringpotentiometer, das eine zur Streifenposition proportionale Spannung liefert. Mit der Ringpotentiometerachse fest verschraubt ist ein Alu-Teller, der geschwärzte Metallstreifen verschiedener Dicke trägt. Durch die beiden Projektoren, an die die Servomotoren angeflanscht sind, werden die Metallstreifen auf die Projektorflächen abgebildet. Der Streifenkontrast beträgt 73%. Die Oberflächen der Projektorschirme erhalten durch je eine opake und eine matte Folie die Eigenschaften von Lambertstrahlern. Die Projektorleuchtdichte beträgt etwa 70 $cd \cdot m^{-2}$ ($\hat{=}$ 220 Asb) und kann durch Graufilter ohne nennenswerte Änderungen der spektralen Eigenschaften des Lichtes herabgesetzt werden. Die Farbtemperatur der verwendeten Lichtquellen beträgt etwa 3 200°K.

Ringpotentiometer- und Kompensatorspannung, die die zeitliche Abhängigkeit der Streifenposition z(t) bzw. der von der Fliege erzeugten Liftkraft L(t) wiedergeben, wurden auf Magnetband gespeichert. Die Weiterverarbeitung erfolgte in einem festverdrahteten Digitalrechner DIDAC 800 der Deutschen Intertechnique GmbH. Mittels verschiedener Rechenprogramme liessen sich Amplitudenhistogramme, Mittelungen,

Auto- und Kreuzkorrelations-Funktionen einer bzw. zweier Funktionen (Spannungen) errechnen. Ein halbschematisches Bild der gesamten Apparatur zeigt Abb. 4.

Zur quantitativen Auswertung der mittleren Streifenposition $\overline{z(t)}$ während der Fixation wurde mittels des Rechners das Amplituden-Histogramm der Ringpotentiometer-Spannung ermittelt. Das Histogramm liefert die Aufenthaltswahrscheinlichkeit p(z) des Streifens. p(z) lässt sich in den meisten Fällen durch eine Gaussverteilung annähern. Die Messdauer betrug in den meisten Fixationsexperimenten 120 s. Längere Messzeiten führten zu keiner wesentlichen Änderung des Schwerpunkts μ oder der Verteilungsstreuung σ. Das Verhalten der Versuchsfliegen während der Experimente wurde als stationär angesehen. Die Mindestanzahl der in einem Amplitudenhistogramm enthaltenen statistisch unabhängigen Daten bei einer Messdauer von 120 s beträgt etwa 120. Bei Messungen von L in Abhängigkeit von z wurde zur Verbesserung des Signal- zu Rauschverhältnisses ein Mittelungsverfahren verwendet.

3.0 Experimentelle Ergebnisse

In diesem Kapitel sollen nur die Experimente beschrieben werden, deren Ergebnisse die notwendigen Voraussetzungen für die Formulierung einer phänomenologischen Theorie der Höhenorientierung bilden.

3.1 Eigenverhalten

Der Flug einer fixiert fliegenden Versuchsfliege in einer homogen ausgeleuchteten, kontrastlosen Umwelt wird - wie schon in Kapitel 1.0 ausgeführt wurde - als "Eigen"-verhalten bezeichnet. Misst man das Amplituden-Histogramm

des Liftsignals einer Versuchsfliege, die unter diesen Reizbedingungen fliegt, so zeigt sich, dass die von der Fliege generierte Liftkraft um einen Mittelwert fluktuiert. Die Fluktuations-Verteilung, die in Abb. 5 dargestellt ist, verläuft nahezu gaussisch. Die Autokorrelations-Funktion dieser Liftfluktuation (siehe Abb. 6) lässt sich in brauchbarer Näherung durch eine Exponentialfunktion beschreiben, die auf den e-ten Teil bei einer Verschiebungszeit von τ = 0,6 s abgefallen ist. Durch das Histogramm und die Autokorrelations-Funktion ist das für die nachstehend beschriebenen Experimente relevante Eigenverhalten der Fliege charakterisiert.

3.2 Orientierungsverhalten

Wird ein Panorama, das aus einem dunklen, horizontal orientierten Streifen (Breite 0,3 cm bzw. 7^{o}) auf hellem Hintergrund besteht, an das Liftsignal einer fixiert fliegenden Fliege gekoppelt, so lassen sich in dem daraufhin beobachteten Verhalten zwei Phasen unterscheiden: Während der sehr kurzen Anfangsphase wird der Streifen in Richtung auf die Fixationsposition im Gesichtsfeld der Fliege transportiert, um die er im nachfolgenden stationären Zustand fluktuiert. Fixationsposition und Fluktuation während der stationären Phase hängen nicht von den Anfangsbedingungen des Experiments, der Ausgangslage des Streifens, ab. Nur wenn sich der Streifen oberhalb einer gewissen Grenze des Gesichtsfelds in seiner Ausgangsposition befindet, so wird häufig kein Transport in Richtung auf die Fixations-Position

beobachtet. Dieses Phänomen wird später erläutert.

Die Aufenthaltswahrscheinlichkeit eines Streifens während der stationären Fixation ist in den Abb. 7a und 7b in Form von Positions-Histogrammen dargestellt. Bei den in Abb. 7a dargestellten Experimenten war der Kopf der Versuchsfliege frei beweglich. Nach Beendigung dieser Messreihe wurde der Kopf der Versuchsfliege am hinteren Rand durch einen Tropfen Wachs am Thorax festgelegt. Anschliessend wurden die in Abb. 7b wiedergegebenen Messungen vorgenommen. Parameter in beiden Versuchsreihen war die Ankoppelung der Versuchsfliege an ihr Panorama, die durch die Grösse $m/k\left[s\right]$ definiert ist. Mit wachsendem Kopplungsgrad bleibt die Halbwertsbreite der Aufenthaltswahrscheinlichkeit in etwa gleich, bei sehr hoher Kopplung steigt sie jedoch zunehmend an. Bei den Experimenten mit freiem Kopf ist dieser Effekt viel schwächer ausgeprägt. Als mögliche Erklärung bietet sich an, dass mit zunehmendem Kopplungsgrad die mittlere Streifengeschwindigkeit wächst und schliesslich Werte erreicht, die von der Fliege nicht mehr oder zumindest schlecht perzipiert werden können. Da eine Versuchsfliege durch Kopfbewegungen die Relativgeschwindigkeit zwischen Panorama und Retina teilweise kompensieren kann, tritt dieser Effekt bei freiem Kopf erst bei höheren Einkopplungsgraden als bei festgelegtem Kopf ein.

3.3 Die mittlere Position des Streifens während der Fixation

Aus Experimenten, bei denen der Kopf der Versuchsfliegen am Thorax festgelegt ist, lässt sich die mittlere Fixations-Position des Streifens durch Berechnung des Mittelwertes der Positionswahrscheinlichkeit ermitteln.

Neben der Spiegelsymmetrie zwischen den beiden Komplexaugen der Fliege gibt es in jedem der beiden Komplexaugen eine Spiegelsymmetrie zwischen oberer und unterer Augenhälfte, die durch die Anordnung der Rezeptoren bedingt ist. Die Symmetrielinie, die obere und untere Augenhälfte voneinander trennt, charakterisiert den Augenäquator. Sein Verlauf ist aus Abb. 8 zu ersehen.

In Abb. 9 bezeichnet ein Pfeil die Position, in der das Maximum der Aufenthaltswahrscheinlichkeit des Streifens während der Fixation zu erwarten wäre, wenn der Streifen von Rezeptoren genau im Bereich des Augenäquators "fixiert" werden würde. Diese Position wurde mittels einer optischen Methode bestimmt. Wie aus der Abbildung zu entnehmen ist, fixiert die Versuchsfliege den Streifen in einer Position, die sich 10° bis 20° unterhalb dieser "Äquatorial"-Position befindet.

3.4 Die Ursachen der stabilen Streifenfixation

Aus den Ergebnissen der in Absatz 3.2 beschriebenen Experimente lässt sich schliessen, dass für die Umgebung der stabilen Fixationsposition des Streifens eine positionsabhän-

gige, antisymmetrische Liftkraftverteilung existieren muss, die durch die mit der Streifenbewegung verbundenen Lichtflussänderungen im Auge der Fliege induziert wird. In diesem Zusammenhang stellt sich jedoch die Frage, ob nicht bereits der ruhende Streifen, wenn er sich in der Umgebung der Fixationsposition befindet, eine entsprechend gerichtete Liftkraft induziert. In einer Reihe von "open-loop" Experimenten, in denen das Eigenverhalten von Versuchsfliegen unter diesen Bedingungen studiert wurde, zeigte sich jedoch, dass der Schwerpunkt der Verteilung der Liftkraftfluktuation nicht beeinflusst wird und zwar unabhängig davon in welcher Position sich der ruhende Streifen im Gesichtsfeld der Versuchsfliege befand. Die für eine Fixation erforderliche Positionsinformation wird daher nicht aus einem ruhenden Abbild des Streifens auf den Retinae der Komplexaugen gebildet.

Ganz im Gegensatz zu diesem Befund steht jedoch das sich in der Liftkraftfluktuation ausdrückende Verhalten gegenüber einem Streifen, der in verschiedenen Positionen des Gesichtsfeldes symmetrisch um eine dieser Positionen bewegt wird. Auch in diesen Versuchen ist das von einer Versuchsfliege erzeugte Liftsignal nicht an das Panorama angekoppelt. In den Abb. 10a und 10b sind zwei Lifthistogramme abgebildet, die unter diesen experimentellen Bedingungen gewonnen wurden. Bei dem in Abb. 10a wiedergegebenen Histogramm befand sich der Streifen im Gesichtsfeld der oberen Augenhälften (mittlere Position $\vartheta = -30^{\circ}$). Die Mittelwerte beider Histogramme sind signifikant voneinander verschieden. Die Asymmetrie dieser

Reaktion steht im Zusammenhang mit dem Streifentransport in die Fixationslage. Ihre Stärke hängt in hohem Masse von der Position selbst ab.

3.5 Messung der Lift-Kraftverteilungsfunktion

Wie wir gesehen haben, ändert sich die durch Streifenbewegung unter "open-loop" Bedingungen induzierte Liftreaktion als Funktion der Streifenposition relativ zum Komplexauge. Daher bestand der nächste experimentelle Schritt darin, die mittlere Liftkraft als Funktion der Streifenposition zu bestimmen und zwar möglichst unter Bedingungen, wie sie von einer an das Panorama gekoppelten Fliege selbst diktiert werden.

Zur Ausführung des Experiments wurde ein Streifen sehr langsam (Geschwindigkeit $1^{o}\ s^{-1}$) durch das Gesichtsfeld geführt, während gleichzeitig das Liftsignal der Versuchsfliege auf das Panorama wirkt. Dies gelingt mit Hilfe einer zusätzlich eingeführten Gegenkopplung, wobei ein Differenzsignal aus Positions-Ist und -Sollwert auf den Motoreingang der Projektoren zurückgeführt wird. Dabei wurde die Zwischenverstärkung so eingestellt, dass das auf den Motoreingang wirkende Liftsignal der Fliege den Streifen maximal um etwa $\pm 5^{o}$ gegenüber dem Sollwert verschiebt. Die Sollwertverschiebung wird mittels eines Funktionsgenerators vorgenommen. Wird die Sollwertverschiebung in $\left[\text{dyn}\right]$ kalibriert, so lässt sich mit dieser Anordnung die Liftkraft L als Funktion der Streifen-

position z mit gutem Signal- zu Rauschverhältnis messen. Verzichtet man auf die Ankoppelung der Versuchsfliege an das Panorama (open-loop Bedingungen) und bewegt den Streifen symmetrisch um die Sollposition, so lässt sich auch auf diesem Wege die Liftkraft L als Funktion der Streifenposition z ermitteln. Beide Messverfahren führen - innerhalb der Messgenauigkeit zum selben Ergebnis.

Wie man aus Abb. 11a ersieht, befindet sich - wie zu erwarten - der Nulldurchgang der Lift-Kraftverteilung L(z) genau an der Stelle, die durch die stabile Streifenposition ausgezeichnet ist. In der Umgebung des Nulldurchgangs lässt sich der Verlauf der Verteilung durch eine lineare Abhängigkeit approximieren. Bekanntlich kann jede eindimensionale Kraftverteilung aus einem "Potential" abgeleitet werden, das durch Integration der Kraftverteilung über den Ort gewonnen wird. Die zu der in Abb. 11a dargestellten Lift-Kraftverteilung L(z) korrespondierende Potentialverteilung U(z) ist in Abb. 11b wiedergegeben.

4.0 Phänomenologische Theorie

Reichardt (1973) untersuchte das musterinduzierte Orientierungs-Verhalten fixiert fliegender Fliegen in einem Rotationsfreiheitsgrad (Drehung um die Hochachse der Fliege). Die experimentellen Ergebnisse führten zur Aufstellung einer phänomenologischen Theorie - Poggio und Reichardt (1973a) - die die Dynamik des Flugverhaltens für diesen einen Rotations-

freiheitsgrad beschreibt. Im folgenden wird untersucht, ob sich die Theorie auch auf das in der vorliegenden Arbeit behandelte Orientierungs-Verhalten, bei dem nur ein Translationsfreiheitsgrad im Spiel ist, anwenden lässt.

4.1 Die Bewegungsgleichung (Langevin-Gleichung)

Die dynamische Gleichung, mit der Poggio und Reichardt (1973a) das Orientierungs-Verhalten der Fliege um ihre Hochachse beschreiben, lautet

$$\Theta\ddot{\psi}(t) + k\dot{\psi}(t) = N(t) - F_1\left\{\psi(t'),\dot{\psi}(t')\right\} \tag{3}$$

Hierin bezeichnen: F_1 die musterinduzierte optomotorische Reaktion der Fliege, die eine Funktion der Winkelposition ψ und der Winkelgeschwindigkeit $\dot{\psi}$ ist; da die Reaktion im Prinzip um die Zeit ϵ verzögert auftritt, ist $t' = t-\epsilon$; $N(t)$ die Drehmomentenfluktuation, gemessen im offenen Regelkreis; $N(t)$ ist nullsymmetrisch, die Amplituden sind gaussisch verteilt und die Autokorrelations-Funktion verläuft exponentiell; Θ stellt die elektronische Simulation des Trägheitsmoments um die Hochachse der Fliege und k die einer Reibungsgrösse dar.

Die Annahmen, die Gl. (3) zugrunde liegen, und experimentell verifiziert wurden, sind folgende:

a) N ist ein stationärer Zufallsprozess, der nicht signifikant von ψ und $\dot{\psi}$ abhängt.

b) F_1 hängt signifikant nur von ψ und $\dot{\psi}$ ab, dagegen nicht explizit von der Zeit.

Überträgt man diesen Ansatz auf das hier behandelte Problem der musterinduzierten Höhenorientierung, so ergibt sich unter Berücksichtigung von Gl. (1) an Stelle von Gl. (3) die dynamische Bewegungsgleichung

$$(4) \qquad m\ddot{z}(t) + k\dot{z}(t) = N(t) - P\left\{z(t'); \dot{z}(t')\right\} + L_o$$

Hierin bezeichnen, soweit noch nicht im Zusammenhang mit Gl. (1) erläutert: P das durch die relative Vertikalbewegung zwischen Fliege und Muster induzierte mittlere Liftsignal und N(t) die Liftfluktuation (Eigenverhalten), gemessen im offenen Regelkreis. Das dieser Gleichung entsprechende Signalflussdiagramm zeigt Abb. 12.

4.2 Ableitung von Versuchsbedingungen zur Prüfung von Gl. (4) und einer linearen Näherung von P in z und $\dot{z}$ in der Umgebung des stabilen Gleichgewichts

In der Form der Bewegungsgleichung (4) ist die Annahme enthalten, dass die nervösen Korrelate des Eigenverhaltens N und des induzierten Verhaltens P im Zentralnervensystem linear miteinander verrechnet werden. Zweck dieses Kapitels ist es, den Ansatz experimentell zu prüfen und zwar in der Nähe des Fixations-Gleichgewichts, wo eine Linearisierung von P in z und $\dot{z}$ vorgenommen werden kann. Hierzu ist erforderlich, dass die Ankoppelung der Versuchsfliege an das Panorama schwach gewählt wird, d.h. k klein ist, weil dann die Fluktuations-Amplituden von z und $\dot{z}$ im Mittel klein sind. Unter diesen

Bedingungen geht Gl. (4) in eine lineare Form über, die durch den Frequenzgang G(f) des geschlossenen Regelkreises charakterisiert werden kann.

Bezeichnet man mit $\Phi(f)$ das Leistungsspektrum von z(t) und mit $\tilde{N}(f)$ das Leistungsspektrum von N(t), so besteht bei linearen Übertragungseigenschaften die Beziehung

$$\Phi(f) = |G(f)|^2 \cdot \tilde{N}(f) \tag{5}$$

Würde gemäss Abb. 13 eine von N(t) statistisch unabhängige Fluktuation, die stationär und gaussisch ist, und deren Leistungsspektrum $\tilde{N}_i(t) = n^2 \tilde{N}_c(f)^*$ sei, zu N(t) addiert, so ergibt sich an Stelle von $\tilde{N}(f)$

$$\tilde{N}(f) + n^2 \tilde{N}_c(f) \tag{6}$$

Damit folgt dann für $\Phi(f)$

$$\Phi(f) = |G(f)|^2 \left[\tilde{N}(f) + n^2 \tilde{N}_c(f)\right] \tag{7}$$

Integration von Gl. (7) über f liefert

$$\int_{-\infty}^{+\infty} \Psi(f)\,df = \int_{-\infty}^{+\infty} \left[|G(f)|^2 \tilde{N}(f) + |G(f)|^2 n^2 \tilde{N}_c(f) \right] df \tag{8}$$

---

* $\tilde{N}_c$ ist das Leistungsspektrum einer standardisierten Fluktuation, deren mittleres Amplitudenniveau durch n festgelegt wird.

Berücksichtigt man, dass

$$\sigma^2 = \int_{-\infty}^{+\infty} \Phi(f)\,df \tag{9}$$

worin σ die Standard-Abweichung der gaussisch verteilten Streifenposition bei Fixation bezeichnet, so folgt aus Gl. (8)

$$\sigma^2 = \sigma_o^2 + n^2\,\sigma_c^2 \tag{10A}$$

mit

$$\sigma_o^2 = \int_{-\infty}^{+\infty} |G(f)|^2\,\tilde{N}(f)\,df \tag{11}$$

und

$$\sigma_c^2 = \int_{-\infty}^{+\infty} |G(f)|^2\,\tilde{N}_c(f)\,df \tag{12}$$

Aus Gl. (10A) erhält man die Beziehung

$$\sqrt{\sigma^2 - \sigma_o^2} = n\,\sigma_c \tag{10B}$$

Wenn die in diesem Abschnitt eingeführten Voraussetzungen richtig sind, dann müsste die durch Gl. (10B) ausgedrückte Beziehung erfüllt sein.

In Abb. 14 ist die Auswertung einer Serie von Ein-Streifen-Fixationsmessungen in Abhängigkeit von der mittleren Amplitude des additiv überlagerten Rauschprozesses dargestellt.

Wie man sieht, ist die Beziehung nach Gl. (10B) sehr gut erfüllt. Damit ist sichergestellt, dass sich die experimentellen Ergebnisse nicht im Widerspruch zu der Annahme einer additiven Verrechnung der nervösen Korrelate von N und P, bei Linearisierung von P, befinden.

4.3 Lineare Näherung der Bewegungsgleichung

Aufgrund der Ergebnisse von Abschnitt 4.2 lässt sich die induzierte Reaktion P in der Umgebung des Fixations-Schwerpunktes linear in z und $\dot{z}$ approximieren. Mit $P(z = 0; \dot{z} = 0) = L_o$ ist:

$$(13) \quad P\left\{z(t');\dot{z}(t')\right\} = L_o + \int_{-\infty}^{+\infty} a(\tau)z(t'-\tau)d\tau + \int_{-\infty}^{+\infty} b(\tau)\dot{z}(t'-\tau)d\tau$$

Hierin bezeichnen $a(\tau)$ und $b(\tau)$ die Impulsantworten von P bezüglich z und $\dot{z}$. Setzt man Gl. (13) in Gl. (4) ein, so ergibt sich die linearisierte Bewegungsgleichung

$$(14) \quad m\ddot{z}(t) + k\dot{z}(t) + \int_{-\infty}^{+\infty} b(\tau)\dot{z}(t'-\tau)d\tau + \int_{-\infty}^{+\infty} a(\tau)z(t'-\tau)d\tau = N(t)$$

Nach Fouriertransformation der homogenen Gleichung (also für $N(t) = 0$) erhält man

$$(15) \quad \left\{-4\pi^2 f^2 + i\,2\pi f\left[\frac{k}{m} + \frac{\tilde{b}(f)}{m}\right] + \frac{\tilde{a}(f)}{m}\right\}\tilde{z}(f) = 0$$

wobei $\tilde{a}(f)$, $\tilde{b}(f)$ und $\tilde{z}(f)$ die Fouriertransformierten von $a(\tau)$, $b(\tau)$ und $z(t)$ sind. Berücksichtigt man nun noch

N(t), die "erzwingende Kraft" im System, so ergibt sich für das Leistungsspektrum der Ausgangsgrösse z(t) aus Gl. (15)

$$\Phi(f) = \frac{\frac{1}{m^2}\,\tilde{N}(f)}{\left|-4\pi^2 f^2 + i\,2\pi f\left[\frac{k}{m} + \frac{\tilde{b}(f)}{m}\right] + \frac{\tilde{a}(f)}{m}\right|^2} \tag{16}$$

Die Grössen $\tilde{a}(f)$ und $\tilde{b}(f)$ charakterisieren die Übertragungsfunktion der induzierten Liftreaktion für z bzw. $\dot{z}$. $\tilde{a}(f)$ und $\tilde{b}(f)$ sind frequenzabhängig. Beide Grössen hängen eigentlich auch von der Totzeit ϵ ab, die zwischen Reizaufnahme und induzierter Reaktion vergeht. Sie beträgt bei der Liftreaktion im Mittel etwa 90 ms. Bei Berechnung der zu Gl. (19) gehörenden Bodediagramme zeigt sich, dass man zumindest im Fall schwacher Kopplungen und damit bei kleinen Amplituden von z und $\dot{z}$ die Totzeit vernachlässigen darf. Unter dieser Bedingung ist auch die Bandbreite, innerhalb deren das System beansprucht wird, eingeschränkt, sodass $\tilde{a}$ und $\tilde{b}$ in erster Näherung als konstant angesehen werden können, also

$$\tilde{a}(f) = a^* \qquad \tilde{b}(f) = b^* \tag{18}$$

Damit vereinfacht sich Gl. (16) zu

$$\Phi(f) = \frac{\frac{1}{m^2}\,\tilde{N}(f)}{\left|-4\pi^2 f^2 + i\,2\pi f\left[\frac{k}{m} + \frac{b^*}{m}\right] + \frac{a^*}{m}\right|^2} \tag{19}$$

Da die Autokorrelation von N(t) durch den Ausdruck

$$\varphi_N(\tau) = A\, e^{-\gamma|\tau|} \qquad \text{(siehe Kapitel 3.1)} \tag{20}$$

und dementsprechend das Leistungsspektrum durch

(21) $$\tilde{N}(f) = \frac{2A\gamma}{\gamma^2 + \omega^2}$$

gegeben sind, lässt sich für Gl. (19) mit den Abkürzungen $c = \frac{k}{m} + \frac{b^*}{m}$ und $\alpha = \frac{a^*}{m}$ schreiben

(22) $$\Phi(f) = \frac{\frac{1}{m^2}\, 2A\gamma}{(\gamma^2 + 4\pi^2 f^2)\left| -4\pi^2 f^2 + i\, 2\pi f c + \alpha \right|^2}$$

Entsprechend Gl. (9) ergibt sich nun für die Halbwertsbreite σ^2 der Positionswahrscheinlichkeit

(23) $$p(z) = \sqrt{\frac{1}{2\pi\,\sigma^2}}\, e^{-\frac{z^2}{2\sigma^2}}$$

des Streifens aus Gl. (22)

(24) $$\sigma^2 = \int_{-\infty}^{+\infty} \Phi(f)\, df = \frac{A(c+\gamma)}{m^2\ \alpha \cdot c(\alpha + c\gamma + \gamma^2)}$$

Wie man aus Gl. (24) ersieht, hängt σ^2 proportional vom mittleren Quadrat A der Fluktuationsamplitude und umgekehrt proportional von der Steilheit α des linearen Verlaufs der Kraftverteilung L(z) in der Umgebung der Fixationsposition ab. Fixation ist an die notwendige Bedingung $L(z = 0) = 0$ (siehe Abb. 15 oben) und an die hinreichende Bedingung $(\frac{\partial}{\partial z} L(z))_{t=0} \approx (\frac{\partial}{\partial z} \alpha z) < 0$ gebunden. Der Parameter c bezeichnet die geschwindigkeitsabhängige open-loop Verstärkung des Gesamtsystems. Er setzt sich additiv aus den Termen $\frac{k}{m}$ und $\frac{b^*}{m}$ zusammen, wobei $\frac{k}{m}$ die Ankopplung der Fliege an ihr Panorama definiert, während $\frac{b^*}{m}$ die Stärke des symmetrischen Teils der induzierten Liftreaktion charakterisiert.

Die in Gl. (24) und damit auch in Gl. (23) enthaltenen Parameter sind experimentell zugänglich und bestimmbar. Aus den Abbildungen 5, 6, 7 und 11 lässt sich entnehmen:

$$A \cong 1 \text{ dyn}^2$$
$$\gamma \cong 1{,}8 \text{ s}^{-1}$$
$$a^* \cong 2{,}75 \text{ dyn} \cdot \text{cm}^{-1}$$
$$k \cong 0{,}5 \text{ dyn} \cdot \text{s} \cdot \text{cm}^{-1}$$
$$m \cong 2 \cdot 10^{-2} \text{ g}$$

Damit ergibt sich für

$$c \cong 25 \text{ s}^{-1} \quad (\text{wobei } b^* \approx 0)$$
$$\alpha \cong 137{,}5 \text{ s}^{-2}$$

Für σ folgt mit diesen numerischen Werten aus Gl. (24)

$$\sigma \cong 0{,}32 \text{ cm } (8^\circ)$$

In den gemessenen Aufenthaltswahrscheinlichkeiten (siehe z.B. Abb. 9) des Streifens während der Fixation variiert σ zwischen den Werten 0,28 cm (7°) und 0,35 cm (9°).

Die auf theoretischem Wege abgeleitete Halbwertsbreite σ stimmt daher mit den auf experimentellem Wege bestimmten Werten sehr gut überein.

Die Fixation des Streifens lässt sich im Prinzip nunmehr anschaulich durch die Bewegung einer "Partikel" in einem Potential U deuten, Abb. 11b. Es sei an dieser Stelle darauf hingewiesen, dass dieses Bild insofern nicht vollständig

ist, da die Bewegung der "Partikel" auch unter dem Einfluss von Reibungskräften steht. Die als Eigenverhalten charakterisierte Liftfluktuation N(t) bewirkt, dass die "Partikel" (Streifen) im Bereich des Minimums der Potentialverteilung fluktuiert. Oberhalb der Position $\vartheta \geq 40^{\circ}$ bzw. $z \cong 1{,}8$ cm kehrt sich der Potentialverlauf um und wirkt auf die "Partikel" (Streifen) abstossend. Befindet sich der Streifen daher bei Beginn des Experiments in diesem Bereich, so wird er nicht in Richtung auf die Fixationslage transportiert - es sei denn eine zufällig auftretende hohe Schwankung der Liftamplitude wirft ihn über den Potentialberg.

5.0 Das Orientierungs-Verhalten gegenüber einem Panorama mit zwei Streifen

In den bisher beschriebenen Experimenten wurde den Versuchsfliegen stets ein Panorama mit einem horizontal orientierten Streifen geboten. Bei den Experimenten, die in diesem Kapitel besprochen werden, bestand das Panorama aus zwei parallelen horizontal orientierten Streifen; Parameter des Versuchs ist der Streifenabstand (Mitte zu Mitte) $\Delta\eta$ bzw. Δz. Mit diesen Versuchen soll das Orientierungs-Verhalten der Fliege gegenüber komplizierteren Mustern studiert werden.

Von Reichardt (1973) wurden entsprechende Versuche mit zwei parallelen, vertikal orientierten Streifen unternommen, die zur Aufstellung der Hypothese führten, dass jeder Streifen für sich eine Kraft (Drehmomenten)-Verteilung generiert, aus deren Summe sich die neuen stabilen Orientierungslagen ergeben.

Wird diese Hypothese versuchsweise auf die Höhenorientierung übertragen, so hat man für die Voraussage der stabilen Orientierungslagen im Zwei-Streifen-Versuch die mit einem Streifen ermittelte Kraftverteilungs-Funktion L(z) um $\Delta\eta$ bzw. Δz zu verschieben und mit sich selbst zu superponieren. Abb. 15 enthält das Ergebnis von L(z)-Überlagerungen mit sich selbst, wobei von einer vereinfachten Kraftverteilung ausgegangen wurde. Ein Nulldurchgang mit negativer Steigung in den so ermittelten neuen Kraftverteilungen ist, entsprechend Kapitel 3.5, charakteristisch für eine stabile Orientierungslage. Bei einer Einkoppelung von $\frac{m}{k} = 4{,}4 \cdot 10^{-2}$ s betrug die mittlere Amplitude der Streifenfluktuation etwa 8°. Es ist daher - basierend auf der Superpositions-Hypothese - vorauszusehen, dass für Nulldurchgänge von L(z) mit negativer Steigung, die um mehr als 16° voneinander separiert sind, die Orientierungs-Wahrscheinlichkeit der Fliege gegenüber dem Zwei-Streifen Muster zwei Maxima, d.h. zwei stabile Lagen enthalten sollte.

In Abb. 16 ist eine Versuchsreihe dargestellt; Parameter ist der Streifenabstand $\Delta\eta$. Wie man aus der Abbildung ersieht, bestätigt das Experiment die aus der oben formulierten Hypothese abgeleiteten Voraussagen und zwar im Hinblick auf die berechneten, neuen stabilen Orientierungslagen.

Aufgrund der räumlichen Begrenzung der Projektorflächen, die das Panorama bilden, liessen sich diese Versuche nur bis zu Streifenseparationen von $\Delta\eta \leq 53^{\circ}$ durchführen. Bei grösseren

Separationswinkeln ist nicht mehr gewährleistet, dass die beiden Streifen ständig auf den Projektorflächen erscheinen. Daher konnte im Rahmen dieser Arbeit die Superpositions-Hypothese nicht an Mustern von mehr als zwei Streifen getestet werden.

An dieser Stelle sei angemerkt, dass Reichardt und Poggio (1974) die quantitativen Details der Superpositions-Hypothese einer eingehenden Prüfung unterzogen haben.

6.0 Unterschiedliche Reizbedingungen für die Komplexaugen

Bei den in diesem Kapitel behandelten Experimenten wurde in den meisten Fällen die Reizsituation für die Komplexaugen der Testfliegen unterschiedlich gewählt. Um sicher zu stellen, dass ein Auge jeweils nur von einem Projektor gereizt wurde, erwies es sich als notwendig, den Bereich binokularer Überlappung beider Augen an Musca quantitativ zu bestimmen.

6.1 Der Bereich binokularer Sehfeld-Überlappung bei Musca

Mit Hilfe der reduzierten Cornea-Pseudopupille, Franceschini und Kirschfeld (1971), wurde der Bereich, in dem sich die Sehfelder der beiden Komplexaugen überlappen, ausgemessen. Eine Testfliege wurde in der Weise in ein Goniometer (Zeiss) eingespannt, dass Goniometermittelpunkt und Kopfmittelpunkt zusammenfielen. Bei Focussierung eines

Auflichtmikroskops auf die Ebene der tiefen Pseudopupille, Franceschini und Kirschfeld (1971), blieb auch bei Drehung des Goniometers um grosse Winkel die tiefe Pseudopupille sichtbar. Als Kriterium für die "Seh"-Richtung eines Ommatidiums wurde das mittlere dunkle Ommatidium der reduzierten Cornea-Pseudopupille verwandt; die Apertur des Objektivs (Luminar 40 mm, Zeiss) entsprach 2°. Während der Messung war die Fliege so orientiert, dass die optische Achse des Mikroskops genau zwischen den beiden Komplexaugen lag, Abb. 17. Sodann wurde das Auflichtmikroskop auf die Cornea scharf eingestellt, das Objektiv abgeblendet und, ausgehend vom mittleren dunklen Ommatidium der Cornea-Pseudopupille, die Facetten in -z-Richtung * bis zum Augenrand gezählt. Durch Drehen des Goniometers nach rechts oder links (in -z-Richtung) wurde der Drehwinkel bestimmt, nach dessen Durchlaufen das dunkle Ommatidium in der reduzierten Cornea-Pseudopupille am Augenrand verschwand.

Die Messungen umfassten einen Bereich von $\pm 90^{\circ}$ ober- und unterhalb des Äquators und führten zu folgenden Ergebnissen: Der Überlappungsbereich beträgt beim Weibchen im Mittel etwa $\pm 6^{\circ}$; in keinem Einzelfall jedoch mehr als $\pm 10^{\circ}$. Vermessen wurden 5 Weibchen. Zum Vergleich wurde auch ein Männchen vermessen; hier betrug der Überlappungsbereich oberhalb 70° über dem Äquator $\pm 15\text{-}20^{\circ}$. Unterhalb dieses Bereichs wurde kein Unterschied zum Weibchen beobachtet.

---

* Diese Angabe bezieht sich auf die von Braitenberg (1970) eingeführten Koordinaten.

6.2 Prüfung der Hypothese einer linearen Unabhängigkeit beider Komplexaugen für die Perzeption vertikaler Bewegungsabläufe

Götz (1964) wies bei Drosophila unter "open-loop" Bedingungen eine lineare Unabhängigkeit der beiden Komplexaugen für die Bewegungs-Perzeption eines vertikal orientierten periodischen Streifenmusters um die Hochachse nach. Dabei wurde als Mass für die optomotorische Reaktion das mittlere Drehmoment um die Hochachse der Fliege verwendet. Im folgenden wird ein Experiment beschrieben, mit Hilfe dessen die Hypothese einer linearen Unabhängigkeit beider Komplexaugen für die Perzeption vertikaler Bewegungsabläufe geprüft werden soll. Wegen der kleinen binokularen Überlappung der Komplexaugen, die im letzten Kapitel gezeigt wurde, lassen sich beide Augen getrennt reizen, ohne dass dabei auf einen nennenswerten Teil des Sehfeldes verzichtet werden müsste. Um eine Reizung des binokularen Überlappungsbereichs mit Sicherheit auszuschliessen, wurden die Projektoren so gestellt, dass ein Bereich von $\pm 20^{\circ}$ in der Sehfeldmitte keinen Bewegungsreiz erhielt. Unabhängig voneinander wurden unter "closed loop" Bedingungen zwei Rauschsignale zu der von der Fliege verursachten Streifenbewegung addiert. Jeder der beiden Projektoren erhielt ein zusätzliches Rauschsignal, dessen Einfluss nur von je einem Auge perzipiert werden konnte. Ein Signalflussdiagramm des Experiments zeigt Abb. 18. Unter der Annahme linearer Unabhängigkeit der beiden Augen gilt für die Liftreaktion $L(t)$ bzw. ihre Fouriertransfomierte $\tilde{L}$:

$$\tilde{L} = \tilde{z}_l \tilde{P} + \tilde{z}_r \tilde{P} + \tilde{N}_f \tag{25}$$

Dabei bezeichnen z_l bzw. z_r die Positionen der vom linken (l) bzw. rechten (r) Auge wahrgenommenen Streifen und $\tilde{z}_l$ bzw. $\tilde{z}_r$ ihre Fouriertransformierten. $\tilde{P}$ charakterisiert die für kleine Einkopplungen lineare Übertragungsfunktion der Fliege und $\tilde{N}_f$ formal die Fouriertransformierte des von der Fliege erzeugten Rauschsignals N(t). Für $\tilde{z}_l$ und $\tilde{z}_r$ gilt unter "closed-loop" Bedingungen:

$$\tilde{z}_l = (\tilde{L} + \tilde{N}_l)\tilde{S} \quad ; \quad \tilde{z}_r = (\tilde{L} + \tilde{N}_r)\tilde{S} \tag{26}$$

Hierin sind $\tilde{N}_l$ bzw. $\tilde{N}_r$ die Fouriertransformierten der Rauschsignale $N_l(t)$ und $N_r(t)$, die zusätzlich auf den linken bzw. rechten Streifen wirken. $\tilde{S}$ stellt die für beide Streifen gleiche lineare Übertragungsfunktion von Elektronik und Motorsteuerung dar. Aus den Gleichungen (25) und (26) folgt dann durch Einsetzen und Umformen

$$\tilde{L} = (\tilde{N}_l + \tilde{N}_r)\ \tilde{H} + \frac{\tilde{N}_f}{1-2\ \tilde{S}\tilde{P}} \tag{27}$$

Mit

$$\tilde{H} = \frac{\tilde{S}\tilde{P}}{1-2\ \tilde{S}\tilde{P}} \tag{28}$$

Weil $\tilde{P}$ und $\tilde{S}$ lineare Ausdrücke sind, gilt dies auch für $\tilde{H}$ und $1/(1-2\ \tilde{S}\tilde{P})$.

Es lassen sich, unter anderem, die beiden Fälle $N_l = N_r$ und $N_l = -N_r$ unterscheiden:

1. $N_l = N_r$: Die zusätzlich eingeführten Rauschsignale sind einander gleich (Kohärenz). Es gilt dann der in Abschnitt 4.2 abgeleitete Zusammenhang zwischen der mittleren Amplitude von N_l bzw. N_r und der Grösse $\sqrt{\sigma^2-\sigma_o^2}$, die sich in diesem Fall aus der Halbwertsbreite σ_o des Lift-histogramms unter "closed loop" Bedingungen ohne zusätzliches Rauschsignal und der Halbwertsbreite σ mit zusätzlich zur Streifenbewegung addiertem Rauschen zusammensetzt.

2. $N_l = -N_r$: Die zusätzlichen Rauschsignale befinden sich zueinander in Antiphase (Antikohärenz). Das linke Auge empfängt in diesem Fall einen zusätzlichen Bewegungsreiz nach oben, wenn das rechte Auge denselben Reiz nach unten aufnimmt. Unter dieser Bedingung wäre, unabhängig von der Amplitude der zusätzlich eingeführten Rauschsignale zu erwarten, dass die Grösse $\sqrt{\sigma^2-\sigma_o^2}$ verschwindet, da der entsprechende Term auf der rechten Seite von Gl. (27) zu Null wird.

In Abb. 19 sind die Ergebnisse von Experimenten aufgetragen, die unter den oben beschriebenen Bedingungen ausgeführt wurden. Die steilere der beiden Regressionsgeraden verbindet die Messpunkte, die aus den unter der Bedingung 1. durchgeführten Experimenten gewonnen wurden. Durch sie wird nochmals die Linearität von P in z und $\dot{z}$ belegt (siehe Abschnitt 4.2). Die wesentlich flachere Regressionsgerade verbindet die unter

der Bedingung 2. gewonnenen Messpunkte. Sie unterscheidet sich hochsignifikant von der unter der Bedingung 1. bestimmten Regressionsgeraden aber nicht signifikant von dem theoretisch zu erwartenden Verlauf, der mit der Abszisse zusammenfällt.

Zusammenfassend können wir sagen, dass die experimentellen Ergebnisse dieses Kapitels der Hypothese der linearen Unabhängigkeit beider Augen für die Perzeption vertikaler Bewegungsabläufe in keinem Punkt widersprechen.

6.3 Variation der mittleren Leuchtdichte und des Polarisationswinkels

In den beiden folgenden Abschnitten werden Experimente besprochen, die die Beteiligung der beiden Rezeptorsysteme R 1-6 (System D) und R 7/8 (System H) am Orientierungsverhalten klären sollen, Kirschfeld und Franceschini (1968).

Reichardt (1973) beobachtete bei mittleren Leuchtdichten von weniger als etwa $8 \cdot 10^{-1}$ cd m^{-2} eine deutliche Verschlechterung der Flugorientierung gegenüber einem senkrechten Streifen. Der völlige Zusammenbruch dieses Orientierungsverhaltens dürfte bei einer Leuchtdichte von etwa $3 \cdot 10^{-3}$ cd m^{-2} erfolgen. In Verbindung mit Experimenten von Eckert (1973) wurde dies als Indiz dafür gewertet, dass die über das System H aufgenommenen Lichtflussänderungen notwendig für die Orientierung um die Hochachse der Fliegen sind. Diese Hypothese soll durch die im folgenden besprochenen Experimente im Hinblick auf die in dieser Arbeit studierte Höhenorientierung geprüft werden.

Abb. 20 enthält eine Reihe von Messungen der Höhenorientierung an einem horizontal ausgerichteten Streifen, wobei die mittlere Leuchtdichte der Projektoroberflächen Parameter des Experiments ist. Wie man aus der Abbildung sieht, entspricht das Ergebnis jedenfalls für geringe Leuchtdichten im Prinzip den von Reichardt (1973) erhobenen Befunden. Dabei ist zu bedenken, dass ein Vergleich wegen der unterschiedlichen Reizbedingungen allerdings nur mit Einschränkungen möglich ist. In den hier beschriebenen Experimenten war die Anzahl der gereizten Facetten und der Musterkontrast geringer als in den von Reichardt und Eckert verwendeten apparativen Anordnungen. Dies dürfte der Grund dafür sein, dass die für die Höhenorientierung massgebliche Schwelle zu etwas höheren Leuchtdichten verschoben ist, als die Experimente von Reichardt und Eckert vermuten lassen. Bemerkenswert ist die Tatsache, dass die Halbwertsbreite der Positionshistogramme bei einer Leuchtdichte von $1{,}6$ cd m^{-2} offenbar ein Minimum aufweist.

Eine Messreihe, bei der die "Potentialtiefe" als Funktion der mittleren Leuchtdichte der Projektoroberflächen unter "open loop" Bedingungen - entsprechend Kapitel 3 gemessen wurde, ist in Abb. 21a und b wiedergegeben. Die Potentialtiefe ändert sich im Gegensatz zur Halbwertsbreite der Positionshistogramme schon bei Leuchtdichten von etwa 10 cd m^{-2}. Noch höhere Leuchtdichten bewirken keine signifikaten Änderungen der Potentialtiefe. Die in Kapitel 3 ausführlich beschriebene Fluktuation im Liftsignal wirkt sich offenbar erst bei Potentialtiefen von weniger als etwa 1 erg auf das stationär messbare Verhalten bei der Höhenorientierung

Eine weitere experimentelle Prüfung der weiter oben angeführten Hypothese besteht darin, die Empfindlichkeit des Systems H für polarisiertes Licht heranzuziehen. Experimentelle Befunde von Kirschfeld und Reichardt (1970) stehen nicht im Widerspruch zu der Hypothese, dass bei Verwendung von linear polarisiertem Reizlicht die vom System H ausgelöste optomotorische Reaktion von der Polarisationsrichtung relativ zum Komplexauge abhängt. Dagegen ist die vom System D ausgelöste Reaktion unabhängig von der Polarisationsrichtung. Falls die Hypothese, von der wir ausgehen, richtig ist, müsste sich die Qualität der Fixation bei der Höhenorientierung durch Änderung des Polarisationswinkels beeinflussen lassen. Die Fixationsmessungen sind an den durch den linearen Verlauf der Liftkraftverteilung L(z) ausgezeichneten Bereich beider Augen gebunden. Ein Effekt ist nur dann zu erwarten, wenn die Orientierungsrichtungen der Microvilli in den Rhabdomeren des Systems H sich innerhalb dieses Bereichs nicht wesentlich ändern. Nach elektronenoptischen Befunden von Boschek (pers. Mitteilung) ist diese Voraussetzung jedoch erfüllt.

Das Ergebnis einer experimentellen Serie ist in Abb. 22 wiedergegeben. Die mittlere Leuchtdichte beträgt etwa $0{,}5\ cd \cdot m^{-2}$. Parameter des Versuchs ist die Polarisationsrichtung des Reizlichts. Dabei ist zu beachten, dass, entsprechend der Symmetrie der Komplexaugen, die Polarisationsrichtungen des Reizlichts von beiden Projektoren spiegelsymmetrisch variiert wurden. Die Position der Projektoren

wurde so gewählt, dass ein Auge jeweils nur von einem Projektor gereizt wurde. Aus dem Verlauf der in Abb. 22 wiedergegebenen Histogramme ist ersichtlich, dass die Halbwertsbreite am grössten ist, wenn die Polarisationsrichtung des Reizlichts in der Äquatorialebene beider Augen liegt. Entsprechend durchläuft die Halbwertsbreite ein Minimum, wenn die Polarisationsrichtung des Reizlichtes senkrecht zur Äquatorialebene steht. Abb. 23 enthält Mittelwerte der Halbwertsbreiten, gemessen an fünf Fliegen, als Funktion der Polarisationsrichtung des Reizlichts. Bei denselben Fliegen wurde auch die Halbwertsbreite der Positionshistogramme in Abhängigkeit von der mittleren Leuchtdichte der Projektoren bestimmt. Unter der Annahme, dass die Verbreiterung der Positionshistogramme bei der Herabsetzung der mittleren Leuchtdichte und bei Änderung des Polarisationswinkels die gleiche Ursache hat, lässt sich aus dem Vergleich der Halbwertsbreiten die Polarisationsempfindlichkeit entweder eines Rezeptors oder des Systems der Rezeptoren R 7/8, die in bisher unbekannter Weise miteinander wechselwirken, bestimmen. Als Mittelwert für diese Zahl ergibt sich aus den in Abb. 23 dargestellten Experimenten 27 $\pm$ 10. Abschliessend lässt sich sagen: Durch die Tatsache, dass die Höhenorientierung durch den Polarisationswinkel des Reizlichts in der beschriebenen Weise beeinflusst werden kann, wird die am Anfang des Abschnitts herangezogene Hypothese unterstützt.

7.0 Selektive Reizung der Systeme D und H

Die in den letzten Jahren gewonnenen Ergebnisse aus Untersuchungen am optischen System des Fliegenauges haben zur Entwicklung verschiedener Methoden geführt, die es erlauben, bestimmte, gut identifizierbare Rezeptoren bzw. Rezeptorgruppen im Auge einer lebenden und intakten Fliege selektiv zu reizen, Kirschfeld (1972), Franceschini (1972a). Damit ergibt sich eine weitere Möglichkeit, die im vorigen Kapitel diskutierte Hypothese gezielter zu überprüfen, in dem die Systeme D und H selektiv gereizt werden und das Potential U(z) unter "open loop" Bedingungen als Funktion der mittleren Leuchtdichte gemessen wird.

Da sich, wie aus folgender Beschreibung hervorgeht, nur ein kleiner Bereich eines Komplexauges dazu verwenden lässt beide Systeme getrennt zu reizen, wird jeweils nur ein Ausschnitt der in Abb. 21a dargestellten Potentiale gemessen.

Den Strahlengang der verwendeten Reizapparatur zeigt Abb. 24. Die im Liftkompensator eingespannte Testfliege ist mit dem vorderen unteren Teil des linken Komplexauges dem Objektiv (Ob) zugewandt. In diesem Augenbereich sind nach Kapitel 3 die stärksten Änderungen in L(z) und daher auch ein besonders ausgeprägtes Potential U(z) zu erwarten. Durch die Apertur des Objektivs (Zeiss-Luminar 40 mm, 0,12) wird ein Bereich von etwa 25-30 Facetten erfasst. Der Mittelpunkt dieses Bereichs wurde stets 3-4 Reihen unterhalb des Augenäquators gewählt.

Die Brennweite des dioptrischen Apparates einer Facette im Fliegenauge beträgt etwa 50μ, Kirschfeld und Franceschini (1968). Von den sieben in der Brennebene des dioptrischen

Apparates liegenden Rhabdomerspitzen erhält man also in einer Entfernung von 500 μ hinter der Brennebene, d.h. im Schnittpunkt der optischen Achsen der Ommatidien, ein nahezu scharfes virtuelles Bild. Da die von der Apertur des Objektivs erfassten Facetten annähernd auf einer Kugeloberfläche mit dem Radius 500 μ angeordnet sind, beobachtet man bei Scharfstellen des Objektivs auf den Kugelmittelpunkt (also das Krümmungszentrum dieses Augenbereichs) die Überlagerung der virtuellen Bilder der Rhabdomerspitzen die sich in den vom Objektiv erfassten Facetten befinden. Für dieses Phänomen wurde die Bezeichnung "tiefe Pseudopupille" gewählt, Franceschini und Kirschfeld (1971).

Die bei diesen Experimenten verwendete Reizmethode wurde von Franceschini (1974) angegeben. Sie besteht darin, auf einen begrenzten Bereich des Fliegenauges ein "Muster" so abzubilden, dass es nur von bestimmbaren Rezeptoren abgetastet wird. Das optische Verfahren besteht im Prinzip darin, dass ein Objektiv eine Doppelkonjugation bewirkt (Abb. 24). Das heisst:

1. Eine von einer Xenon-Hochdrucklampe ausgeleuchtete Blende D wird auf das jeweilige Rezeptorsystem D oder H in der tiefen Pseudopupille abgebildet. Nur mit den zu diesem System gehörenden Rhabdomeren können in jeder einzelnen Facette Lichtflussänderungen in den zur Ebene der Rhabdomere konjugierten Ebenen rezipiert werden, Abb. 25a.
2. Das"Muster" (hier ein bewegter schwarzer Streifen) wird in die hintere Brennebene des Objektivs gelegt, sodass es scharf auf die Ebene der Rhabdomerspitzen abgebildet wird, Abb. 25b.

In Abb. 26 sind die drei zur Reizung verwendeten Blenden schematisch über dem Rhabdomerraster eingezeichnet (a,b,c). Die Blende von 30 μ Durchmesser (Abb. 26 b) bewirkt, dass selektiv das System H beleuchtet wird. Die ringförmige Blende (Abb. 26 c) bewirkt, dass nur das System D beleuchtet wird. Zur feineren Justierung der jeweiligen Blenden auf das vom Objektiv entworfene reelle Bild der tiefen Pseudopupille wird diese mit Hilfe einer Auflichtbeleuchtung (Quelle S_2 in Abb. 24) im Okular (Ok) betrachtet. Sie wird wegen ihrer orange-gelben Farbe, die durch die Pigmentwanderung in den Sehzellen bedingt ist, auf rotem Hintergrund deutlich erkannt.

Als Reizmuster diente wiederum ein horizontal orientierter Streifen. Er wird von einem 1 mm dicken, geschwärzten Metallstab (St), der mit Hilfe eines Servomotors in der hinteren Brennebene des Objektivs in vertikaler Richtung bewegt werden kann, gebildet. Die wirksame Streifenbreite beträgt etwa $1{,}5^{\circ}$.

Der Streifen durchläuft mit einer mittleren Geschwindigkeit von $0{,}7^{\circ}\ s^{-1}$ das vom Objektiv begrenzte Sehfeld der Fliege. Dieser Streifenbewegung wird ein nullsymmetrisches, gaussisches Rauschen einer mittleren Amplitude von etwa $0{,}5^{\circ}$ überlagert. Die Grenzfrequenz des Rauschens beträgt 5 Hz. Wie im Zusammenhang mit den in Kapitel 3 und 5.2 beschriebenen Experimenten wird die von der Fliege erzeugte Liftkraft in Abhängigkeit vom Sollwert der Streifenposition gemessen. Dabei wird jeweils über 4 Durchläufe, zwei von unten nach oben und zwei von oben nach unten, gemittelt. Durch Integration der in dieser Weise gemessenen Kraftverteilungsfunktion lässt

sich das durch Reizung des Systems D und/oder des Systems H bei verschiedenen Beleuchtungsstärken erzeugte Potential bestimmen.

In Abb. 26a ist zunächst eine Messung wiedergegeben, bei der beide Systeme gereizt wurden. Die Potentialmulde ist, wie man sieht, stark ausgeprägt. Parameter der weiteren Messungen in Abb. 26a ist die relative Beleuchtungsstärke, die mit Hilfe verschiedener Neutralgraufilter (F) eingestellt werden konnte. Unterhalb einer bestimmten Beleuchtungsstärke verschwindet die Potentialmulde, d.h. die Fliege würde bei einer dieser Beleuchtungsstärke entsprechenden Leuchtdichte nicht mehr fixieren. Reizt man nunmehr, wie oben beschrieben, selektiv das System H und wiederholt die Messreihe unter sonst gleichen Bedingungen, so lassen sich gegenüber der vorigen Messung kaum Änderungen feststellen (Abb 26 b). Selektive Reizung des Systems D durch Einführen der ringförmigen Blende und Wiederholung der Messung unter sonst gleichen Bedingungen (Abb. 26 c) führt jedoch zu einer Änderung in den gemessenen Potentialen. In diesem Fall verschwindet die Potentialmulde bereits bei einer Beleuchtungsstärke die 10 bis (bei einigen Versuchsfliegen) 100mal so gross ist wie die Beleuchtungsstärke, bei der das Potential unter den Bedingungen der ersten beiden Experimente nicht mehr ausgeprägt war. Die Ausblendung von R 7/8 bewirkt also, dass 10 bis 100mal so viel Licht in die Facetten des ausgeleuchteten Bereichs fallen muss, bevor die Fliege ein messbares Potential erzeugt.

Um die zur selektiven Beleuchtung der Rezeptoren R 1-6 und/oder R 7/8 verwendeten Beleuchtungsstärken absolut zu eichen, wurde die Reflexivität der tiefen Pseudopupille mit der von Franceschini (1974) angegebenen Methode photometrisch bestimmt. Dabei wurden die in den Experimenten zur Messung der Potentiale verwendeten Neutralgraufilter in etwas feinerer Abstufung eingesetzt und der zusätzliche in Abb. 24 eingezeichnete Messtrahlengang verwendet. Im Beobachtungsstrahlengang wurde an die Stelle des Okulars ein Bündel aus Glasfasern gebracht, dessen anderes Ende auf einen Photomultiplier gerichtet war. Der Ausgang des Photomultipliers stellt ein relatives lineares Mass für die Reflexivität der tiefen Pseudopupille dar. Abb. 27 zeigt eine in dieser Weise aufgenommene Kurve für dieselbe Fliege, deren Potentiale in Abb. 26 wiedergegeben sind. Das Potential wird erkennbar bei Beleuchtungsstärken die etwas oberhalb der Sättigung der Pigmentmigration liegen, Franceschini (1972b).

Diese Ergebnisse lassen sich im Prinzip durch zwei Hypothesen erklären:

1. Die Schwelle oberhalb deren nur über das System D ein Potential generiert wird, liegt um einen Faktor 10 bis 100 über der Schwelle, die zur Auslösung eines Potentials über System D und/oder H führt.
2. Durch Streuung wirkt der vom System D aufgenommene Lichtreiz auch auf das System H. Nach Erreichen der Empindlichkeitsschwelle des Systems H kann dieses einen Beitrag zur Bildung eines Potentials leisten.

Aus Experimenten von Eckert (1971), in denen die Schwelle der optomotorischen Reaktion für die Systeme D und H - in Abhängigkeit vom Spektrum des Reizlichtes - bestimmt wurde, ergibt sich, dass das System D um etwa einen Faktor 70 empfindlicher ist, als das System H. Wenn Hypothese 1. richtig wäre, so müsste das System D für zwei Reaktionen verantwortlich sein, deren Schwellen um mindestens einen Faktor 700 voneinander verschieden sind. Das erscheint sehr unwahrscheinlich.

Es ist anzunehmen, dass die Hypothese 2. aufrecht zu halten ist. Das würde bedeuten, dass der Anteil des gesamten von System D aufgenommenen Lichts, der auf das System H gestreut wird etwa 1 bis 10% beträgt. Dies ist gleichbedeutend damit, dass der Anteil an diesem Betrag für ein einzelnes der Rhabdomere R 1,2 und 4-6 etwa 0,2 bis 2% beträgt. Das Rhabdomer R3 dürfte dabei wegen seiner relativ grossen Entfernung vom Rhabdomer R7 vernachlässigbar sein. Messungen von Kirschfeld und Franceschini (1968) haben ergeben, dass der Anteil des Streulichts zwischen benachbarten Rhabdomeren R 1-6 des Systems D etwa 1 bis 10% ausmacht. Dies steht vorläufig nur im indirekten Widerspruch zu der aus Hypothese 2. abgeleiteten Annahme, da für das Übersprechen von R 1-6 auf R 7/8 noch keine quantitativen Messungen vorliegen. Wir können daher - mit dieser Einschränkung - die im Abschnitt 5.2 formulierte Hypothese als bestätigt ansehen: Die Perzeption von Lichtflussänderungen über das System H ist notwendig für die Auslösung der Orientierungsreaktion.

8.0 Diskussion der Ergebnisse

Aus den experimentellen Ergebnissen dieser Arbeit und deren Interpretation lassen sich Vergleiche zwischen der vom Flugdrehmoment bewirkten Orientierung um die Hochachse der Fliege, Reichardt (1973), Poggio und Reichardt (1973a), und der vom Fluglift gesteuerten relativen Höhenorientierung ziehen. Phänomenologisch betrachtet sind sich beide Orientierungsreaktionen sehr ähnlich; sie unterscheiden sich jedoch in einzelnen Punkten, was, wie im folgenden gezeigt wird, ohne weitergehende Zusatzannahmen zu erklären ist.

Die linken Seiten der Bewegungsgleichungen für Rotation und Translation stellen eine Approximation an die physikalischen Vorgänge dar, die sich während des Flugs abspielen. Ihre Form und die in ihnen auftretenden Parameter bestimmen die Ankopplungsbedingungen des fliegenden Tieres an seine optische Umwelt. Bei der durch das Flugdrehmoment bewirkten Richtungsorientierung sind die Grössen Θ (axiales Trägheitsmoment) und k_ψ (Reibungskoeffizient bei Rotation), bei der Höhenorientierung m (Masse der Fliege) und k_z (Reibungskoeffizient bei Translation). Θ und m sind der Messung unmittelbar zugänglich; sie betragen im Mittel $\Theta = 1.5 \cdot 10^{-3}$ g cm^2, Reichardt (1973), und $m = 20 \cdot 10^{-3}$ g. Schwerer zugänglich sind die Reibungskoeffizienten k_ψ und k_z. Beide Grössen wurden operational durch Fixationsexperimente so festgelegt, dass sich bei höchstmöglicher Ankopplung (höchstmögliche Geschwindigkeitswerte von $\dot{\psi}$ und $\dot{z}$) gerade noch keine bemerkenswerten Verbreiterungen der Wahrscheinlichkeitsverteilungen $p(\psi)$ bzw. $p(z)$ ergeben. Dieses Verfahren führt bei der Richtungsorien-

tierung (ψ-Dimension) zu einem Wert von $k_\psi \approx 0{,}2$ g cm^2 s^{-1}, was $\frac{\Theta}{k_\psi} \approx 8 \cdot 10^{-3}$ s entspricht. Dieser Wert und damit indirekt auch das gewählte Bestimmungsverfahren wurden von Land und Collett (1974) durch Messungen an frei fliegenden Fliegen bestätigt. Da für den hier behandelten Freiheitsgrad bisher keine quantitativen Messdaten an frei fliegenden Fliegen vorliegen, war man bei der Festlegung von k_z auf das hier skizzierte Verfahren angewiesen. Damit ergab sich im Mittel für $k_z \approx 0{,}5$ g s^{-1}, was $\frac{m}{k_z} \approx 4 \cdot 10^{-2}$ s entspricht. Da $\frac{\Theta}{k_\psi}$ und $\frac{m}{k_z}$ die gleiche Dimension (Zeit) besitzen, sind ihre numerischen Werte miteinander vergleichbar. Aus ihrem Unterschied lässt sich folgern, dass bei einer plötzlichen Veränderung der treibenden "Kräfte" (im Drehmoment bzw. Lift), ein neuer stationärer Flugzustand bei Rotation etwa 5 mal schneller als bei Translation erreicht wird.

Als Folge dieser Überlegungen zur Flugdynamik lässt sich vermuten, dass die Bandbreiten der unter "closed loop" Bedingungen gemessenen Leistungsspektren der Positionssignale $\psi(t)$ und $z(t)$ entsprechende Unterschiede aufweisen. Während man bei der Richtungsorientierung in ψ Frequenzkomponenten bis 10 Hz feststellen kann, treten bei der Höhenorientierung in z nur Komponenten bis zu etwa 2 Hz auf.

Während die linken Seiten der Bewegungsgleichungen die Ankopplungsbedingungen festlegen, enthalten die rechten Seiten die treibenden "Kräfte". In beiden Fällen setzen sich diese aus zwei Anteilen zusammen, einem Fluktuationsterm und

einem Reaktionsterm. In beide Bewegungsgleichungen gehen diese Terme additiv ein, woraus zu folgern ist, dass ihre nervösen Korrelate im Zentralnervensystem der Fliege auch additiv miteinander verrechnet werden. Das Eigenverhalten ist dadurch ausgezeichnet, dass der Reaktionsterm verschwindet und nur der Fluktuationsterm als erzwingende Kraft wirkt. Dies lässt sich immer dann erreichen, wenn "Orientierungsversuche" in einer homogen ausgeleuchteten, kontrastlosen Umwelt ausgeführt werden.

Vergleicht man das Eigenverhalten, also die statistischen Eigenschaften der Fluktuation des Drehmoments und die des Lifts miteinander, so lässt sich feststellen, dass beide in den meisten Fällen eine gaussisch verlaufende Amplitudenverteilung besitzen. Auch die Leistungsspektren des Eigenverhaltens wurden eingehend untersucht. Es zeigte sich, dass sie in beiden Fällen annähernd gleich sind. Auf Grund dieser beiden Kriterien lässt sich schliessen, dass die Fluktuationsprozesse im Drehmoment und im Lift einander statistisch sehr ähnlich sind.

Auch der Reaktionsterm auf der rechten Seite der Bewegungsgleichung für die Höhenorientierung entspricht in seiner Form dem entsprechenden Term für die Richtungsorientierung. Er wurde in dieser Arbeit für die Höhenorientierung durch das Funktional $p\{z,\dot{z}\}$ charakterisiert. Damit wird zunächst ausgedrückt, dass die durch eine vertikale Relativbewegung zwischen Fliege und Streifenhorizont induzierte Liftreaktion sowohl von der Streifenposition z als auch von der Relativgeschwindigkeit $\dot{z}$ abhängt. Berücksichtigt man, dass bei nicht zu grossen

und schnellen Positionsveränderungen, wie sie unter quasi-stationären Fixationsbedingungen bei normaler Ankopplung gegeben sind, P im wesentlichen vom Momentanwert von z und $\dot{z}$ abhängt, so wird P eine Funktion von z und $\dot{z}$, was durch $P\left[z,\dot{z}\right]$ ausgedrückt wird. Nun haben Versuche mit einem stabilisierten retinalen Streifenbild gezeigt, dass die Liftreaktion unter dieser Bedingung verschwindet, d.h. es ist $P = 0$, wenn $\dot{z} = 0$. Die Relativbewegung zwischen dem Streifenhorizont und der Versuchsfliege könnte daher als der adäquate biologische Reiz angesehen werden, der zur Auslösung einer Liftreaktion P benötigt wird. Bewegt man nun den Streifen in der Umgebung von z in eine Richtung $(+\dot{z})$, so wird eine Liftreaktion beobachtet, die sich im allgemeinen in ihrer Stärke von der unterscheidet, die man erhält, wenn der Streifen mit der gleichen Geschwindigkeit zurückbewegt wird $(-\dot{z})$. Nach Ablauf eines vollen Zyklus verbleibt eine resultierende Liftkraft und damit ein endlicher Wert von P, der charakteristisch für die Umgebung von z ist. Eine Ausnahme bildet nur die Position $z = 0$, in der der Streifen fixiert wird. Hier heben sich die Teilkräfte nach Durchlaufen eines Zyklus auf; P ist daher im zeitlichen Mittel an dieser Stelle Null. Das ist die notwendige Bedingung für Stabilität. Der Tatsache, dass die Teilkräfte im allgemeinen verschieden sind lässt sich formal dadurch Rechnung tragen, dass man $P\left[z,\dot{z}\right]$ additiv aus zwei von z und $\dot{z}$ abhängigen Funktionen zusammensetzt, also

$$P\left[z,\dot{z}\right] = S\left[z,\dot{z}\right] + q\left[z,\dot{z}\right] \tag{29}$$

wobei S und q so definiert sind, dass ein Vorzeichenwechsel in $\dot{z}$ keinen Vorzeichenwechsel in S nach sich zieht, dagegen jedoch einen in q. S ist also eine gerade und q eine ungerade Funktion in $\dot{z}$. Das Fixationsgleichgewicht bei $z = 0$ ist damit durch das Verschwinden von S charakterisiert. Entwickelt man nun S und q nach Potenzen von $\dot{z}$, so können zu S nur gerade und zu q nur ungerade Potenzen beitragen. Wird die Entwicklung gemäss des Ansatzes bei $\dot{z}$ abgebrochen, so erhält man:

$$P\left[z, \dot{z}\right] = L(z) + l(z)\,\dot{z} \tag{30}$$

L(z), die positionsabhängige Liftkraftverteilung, erscheint in dieser Darstellung als der Entwicklungskoeffizient der nullten Potenz in $\dot{z}$, während l(z) den positionsabhängigen Koeffizienten der zu $\dot{z}$ proportionalen (symmetrischen) Liftreaktion darstellt. Es sei an dieser Stelle besonders hervorgehoben, dass Gl. (30) nur unter der Bedingung $\dot{z}^{-2} > 0$, also im angekoppelten Zustand gilt, da P verschwinden muss, wenn $\dot{z} = 0$ ist (stabilisiertes retinales Bild!). Dies erscheint auf den ersten Blick überraschend, findet jedoch seine Erklärung darin, dass L(z) erst durch ein Frequenzspektrum von Lichtflussänderungen <u>generiert</u> wird. Dieser Generationsprozess und damit die dynamischen Eigenschaften der für ihn verantwortlichen Mechanismen sind in der hier gegebenen phänomenologischen Beschreibung nicht enthalten. Als ein konzeptueller erster Schritt zu ihrer Aufklärung kann die Arbeit von Poggio und Reichardt (1973b) angesehen werden, deren theoretische Ergebnisse gegenwärtig Gegenstand experimenteller Untersuchungen sind, siehe auch Reichardt und Poggio (1974).

Bisher haben wir nur von der relativen Bewegung eines Objekts als dem biologisch adäquaten Reiz gesprochen. Dabei wird in gewisser Weise stillschweigend davon ausgegangen, dass Bewegungsinformation die einzige Grösse ist, die von der Fliege perzipiert und zur Orientierungsreaktion herangezogen werden kann. Bei der Bewegung eines Objekts vor den Komplexaugen der Fliege ändern sich jedoch zunächst die Lichtflüsse in den Rezeptoren, auf die das Objekt abgebildet wird. Die Bewegungsinformation ist allein in den Phasenbeziehungen dieser Lichtflüsse enthalten. Man kann sich daher die Frage stellen, ob Lichtflussänderungen in benachbarten Rezeptoren, die keine Bewegungsinformation beinhalten, zur Auslösung einer Orientierungsreaktion ausreichen. Erste Versuche in dieser Richtung wurden im Hinblick auf die Richtungsorientierung von Reichardt (1973) und mit verbesserter Versuchsmethodik von Pick (1974) unternommen. Pick gelang es zu zeigen, dass Flickerlicht, das von einem vertikal orientierten Balken ausgeht, im zeitlichen Mittel eine Drehmomentreaktion auslöst, deren ψ-Abhängigkeit der durch symmetrische Bewegung eines Streifens bestimmten Drehmomentenverteilung $D(\psi)$ entspricht. Der optomotorische Term, der proportional zu $\dot{\psi}$ ist, verschwindet bei diesem Verfahren. Dass aber $D(\psi)$ auch durch Flickerlicht generiert werden kann, ist ein wichtiger experimenteller Befund, der seine Erklärung im Rahmen einer die Auswertemechanismen umfassenden Theorie finden wird, Poggio und Reichardt (1973b), Poggio (1974), Pick (1974).

Im Zusammenhang mit der Höhenorientierung wurden einige vorläufige Versuche mit Flickerlicht unternommen. Dabei zeigte sich, dass Flickerlicht auch in diesem Fall eine Liftreaktion auslöst, deren Vorzeichen dem Vorzeichen von L(z) entspricht. Über diese Untersuchung soll nach ihrem Abschluss berichtet werden.

Eine wichtige Anwendung der mit je einem Streifen gewonnenen Drehmomenten- bzw. Liftkraftverteilung auf ein komplexeres Orientierungsverhalten stellen die Versuche mit zwei Streifen dar. Geht man von der Annahme aus, dass beide im Sehfeld der Fliege befindlichen Streifen unabhängig voneinander je eine Kraftverteilungsfunktion generieren und die Überlagerung dieser Verteilungen die für das Orientierungs-Verhalten der Fliege bestimmende neue Kraftverteilung darstellt, so lassen sich die stabilen Fixationslagen dieses Musters als Funktion des mittleren Streifenabstandes bestimmen. Diese Voraussage bestätigte sich experimentell auch bei der Höhenorientierung, jedenfalls im Hinblick auf den Ort der Fixation. Für kleinere Streifenabstände muss diese Annahme jedoch eingeschränkt werden, wie neuere Untersuchungen zur Richtungsorientierung zeigen, Reichardt und Poggio (1974). In diesem Zusammenhang müssen auch die Untersuchungen von Geiger (1974) gesehen werden, der experimentell nachgewiesen hat, dass sich die Wirksamkeit der beiden Kanten eines Streifens auf die Wirksamkeit einer Kante reduziert, wenn die Streifenbreite eine gewisse Grenze unterschreitet.

Über möglicherweise vorhandene Wechselwirkungen, die bei dynamischer Kopplung eines Panoramas an Drehmoment und Lift der Fliege auftreten können, lassen sich vorläufig noch keine experimentell fundierten Aussagen machen. Erste Einblicke liessen sich durch ein gemischtes closed loop, open loop Experiment gewinnen, bei dem die Höhenorientierung in closed loop und die Richtungsorientierung in open loop untersucht werden. Entsprechendes gilt für den anderen Fall, dass die Richtungsorientierung closed loop und die Höhenorientierung open loop gekoppelt sind. Experimente dieser Art sind erfolgversprechend, da sich alle Phänomene, die bisher unter closed loop beobachtet wurden, aus entsprechenden open loop Versuchen ableiten liessen. Dieses hier skizzierte Verfahren für zukünftige Experimente ergibt sich vorläufig aus einer methodisch gegebenen Begrenzung: Wir verfügen noch nicht über Kompensations-Systeme, die es erlauben, gleichzeitig Drehmoment und Lift zu messen.

Allgemein ausgedrückt hängt die über zwei dynamische Freiheitsgrade ausgelöste Reaktion zumindest von den Positionen ψ und z sowie von den Geschwindigkeiten $\dot{\psi}$ und $\dot{z}$ ab. Die die Orientierungsreaktion der Fliege beschreibende zweidimensionale Bewegungsgleichung muss jedoch den Grenzbedingungen gehorchen, die durch Beschreibungen in je einem Freiheitsgrad gegeben sind. Die zweidimensionale Bewegungsgleichung muss daher für $\dot{\psi} \rightarrow 0$ in Gl. (4) übergehen; entsprechendes gilt für $\dot{z} \rightarrow 0$. Dabei ist zusätzlich zu bemerken, dass, ebenso wie die Drehmomenten-Verteilungsfunktion $D(\psi)$ durch z parametrisiert wird, Reichardt (1973), sehr wahrscheinlich auch

die Lift-Verteilungsfunktion L(z) durch ψ parametrisiert wird.

Im Zusammenhang mit der möglichen Wechselwirkung zwischen den Freiheitsgraden der Bewegung steht auch die Tatsache, dass die Symmetrielinie für die Liftfixation unterhalb des Äquators liegt. Dies ist eine Eigenschaft, die in der Struktur des Auges und der optischen Ganglien, soweit sie bisher untersucht wurden, nicht repräsentiert ist und die für die Identifikation der zugrunde liegenden neuralen Mechanismen wichtige Folgen haben kann. Darüber hinaus deutet dieser Befund in Verbindung mit der von Reichardt (1973) beschriebenen Beobachtung, dass die Drehmomentfixation unterhalb des Äquators am stärksten ausgeprägt ist, auf die Existenz eines Fixierbereichs bei der Fliege hin. Funktionell entspricht dieser Bereich einer Fovea, die sich z.B. beim Menschen auch strukturell von den übrigen Augenbereichen unterscheidet. Der Fixierbereich würde den linearen Bereichen der Drehmomenten- bzw. Liftverteilungsfunktionen $D(\psi)$ bzw. $L(z)$ entsprechen. Beobachtungen im Biotop und Laborexperimente an Raubfliegen und Libellen wurden von Kirmse und Lässig (1971) unternommen und in der Weise interpretiert, dass nur Tiere mit einer fovealen Spezialisierung des Linsenapparats und der Retina Fixierreaktionen zeigen. Messungen der Linsenfläche beim Fliegenweibchen, Braitenberg und Holschuh (1972), zeigen eine leichte Zunahme dieser Grösse im Bereich um und unterhalb des Äquators, die als foveale Spezialisierung des Linsenapparats angesehen werden könnte. Aus den Messungen lassen sich jedoch keine Angaben über den Bereich in der Umgebung von 18° unterhalb des Äquators entnehmen. In dieser Umgebung müsste das

Zentrum des Fixierbereichs liegen. Da der Überlappungsbereich zwischen den Komplexaugen sehr klein ist, stimmen Fixierbereich und binokularer Bereich nicht miteinander überein.

Land und Collett (1974) beobachteten das Flugverhalten der frei fliegenden Fliege, Fannia canniculariS, die grosse Ähnlichkeit mit der hier untersuchten Musca domestica hat. Mehrere dieser Fliegen fliegen z.B. im Lichtkegel einer Lampe in verschiedenen vertikal übereinander angeordneten Flugebenen umher. In dieser Situation tritt ein Verfolgungsverhalten zwischen je zwei in direkt übereinander liegenden Flugebenen befindlichen Fliegen auf. Als notwendiges Kriterium dafür wurde gefunden, dass sich vor Beginn des Verfolgungsverhaltens die verfolgende Fliege in der Ebene über der von ihr verfolgten Fliege befindet. Diese Befunde sind ein weiteres unabhängiges Indiz für die Existenz eines Fixierbereichs bei der Fliege.

Da wir davon ausgehen können, dass die Bewegung eines Streifens den für das Orientierungsverhalten adäquaten Reiz liefert, ergibt sich die Frage, wie die von jedem Auge einzeln aufgenommenen und perzipierten Bewegungsreize miteinander im Zentralnervensystem verrechnet werden. Für die optomotorische Reaktion fand Götz (1964), dass gleichstarke Bewegungsreize, die von verschiedenen Augen bzw. Augenbereichen aufgenommen werden, linear miteinander verrechnet werden, wenn als Messgrösse das mittlere Drehmoment betrachtet wird. Die lineare funktionelle Unabhängigkeit der beiden Komplexaugen der Fliege bei der Perzeption vertikaler Bewegungsreize wurde in dieser

Arbeit unter dynamischen Bedingungen nachgewiesen. Hierbei ist zu beachten, dass in diesen Experimenten, um eine Reizung des binokularen Überlappungsbereichs mit Sicherheit auszuschliessen, ein Bereich von etwa $\pm 20^{o}$ in der Sehfeldmitte nicht gereizt wurde. Reichardt und Poggio (1974) fanden für die Richtungsorientierung mit zwei senkrechten Streifen als Panorama bei kleinen Streifenabständen eine inhibitorische Wechselwirkung. Aus diesem Grund gilt die funktionelle lineare Unabhängigkeit bei der Perzeption vertikaler Bewegungsreize für kleine Streifenabstände innerhalb des "fovealen" Bereichs sicher nicht quantitativ. Diese Einschränkung ist aber für die Augenbereiche, die bei dem in dieser Arbeit beschriebenen Experiment gereizt wurden, nicht erforderlich.

Im Prinzip tritt unter den in diesem Experiment hergestellten Bedingungen das von Virsik und Reichardt (1974), Virsik (1974) bei der Richtungsorientierung quantitativ untersuchte Verhalten der Fixierung bewegter Objekte (Tracking) auf. Im Gegensatz zu den hier beschriebenen Experimenten lässt sich das von Virsik beobachtete Verhalten nicht durch linear unabhängig perzipierte Bewegungsreize erklären. Das "tracking"-Phänomen kann wahrscheinlich auf die von Reichardt und Poggio (1974) gefundene inhibitorische Wechselwirkung zwischen nah beieinanderliegenden Streifen zurückgeführt werden, Poggio (1974).

Im Zusammenhang mit der Suche nach dem anatomischen Substrat, das für diese Mechanismen verantwortlich ist, erschien es wünschenswert, die Frage zu klären, ob sich nicht schon auf

Grund der beiden im Sehsystem der Fliege vorhandenen Rezeptorsysteme D und H, Kirschfeld und Franceschini (1968), eine Vereinfachung ergibt. Wenn sich zeigen liesse, dass nur eines der beiden Teilsysteme die Rezeptorsignale für das Orientierungsverhalten liefert, dann könnte der Teil des visuellen Systems, der mit diesem Teilsystem keine neuralen Verknüfpungen aufweist, von weiteren Untersuchungen - im Hinblick auf das Orientierungsverhalten - ausgeschlossen werden.

Reichardt (1973) fand bei mittleren Leuchtdichten von etwa $3 \cdot 10^{-3}$ cd m^{-2} eine Schwelle unterhalb der die Richtungsorientierung nicht mehr auftrat. Diese Schwelle stimmt mit der von Eckert (1971) gefundenen Schwelle für die über die Rezeptoren des Systems H ausgelöste optomotorische Reaktion überein. Von Reichardt wurde deshalb vermutet, dass die musterinduzierte Flugorientierung auf den über das Rezeptorsystem H rezipierten Lichtflussänderungen basiert.

Die Schwingungsrichtung von linear polarisiertem Licht stellt einen weiteren Reizparameter dar, durch den sich mittels der optomotorischen Reaktion bei laufenden Fliegen die Systeme D und H trennen lassen, Kirschfeld und Reichardt (1970). Der Bereich des Sehfelds, der bei diesen Experimenten gereizt wurde, war sehr klein, sodass die Orientierungsrichtung der Microvilli der Rhabdomere R 7 bzw. 8 in allen greizten Facetten etwa gleich ist. Damit ist funktionell die Wirkung des gereizten Bereichs als Analysator für polarisiertes Licht gegeben. Auch für die Facetten die dem linearen Bereich von L(z), in

dem sich während der stationären Phase der Höhenorientierung der Streifen aufhält, entsprechen, gilt, dass die Orientierungsrichtung der zugehörigen Rhabdomere R 7 bzw. 8 gleich ist. Es wäre daher zu erwarten, dass durch Änderung des Polarisationswinkels des Reizlichts das Verhalten einer Fliege unter "closed loop" Bedingungen beeinflusst werden könnte, wenn die weiter oben aufgestellte Hypothese richtig ist. Es zeigt sich, dass nur durch die Änderung des Polarisationswinkels eine Änderung in der Qualität der Fixation erzielt werden kann, die einer Herabsetzung der mittleren Leuchtdichte des gesamten Panoramas um etwa den Faktor 27 gleichkommt. Diese Zahl entspricht Befunden von Kirschfeld und Reichardt (in Vorbereitung). Da bisher eine Polarisationsempfindlichkeit, die mehr als einen Faktor 2 ausmacht, nur für das System H nachgewiesen wurde, wird die Hypothese, dass die Lichtflüsse in den Rezeptoren des Systems H notwendig für das Zustandekommen der Höhenorientierung sind, durch dieses Experiment bestätigt. Welche Bedeutung diese unter artifiziellen Reizbedingungen gefundene Polarisationsempfindlichkeit der Reaktion für das Verhalten einer Fliege im freien Flug hat, ist zur Zeit noch ungeklärt.

Die von Franceschini (1974) angegebene und in dieser Arbeit verwendete Methode ermöglicht eine selektive Reizung der Systeme D bzw. H durch Abbildung eines Streifens auf die Rhabdomerspitzen des jeweiligen Systems. Die Variation der Beleuchtungsstärke führt bei separater Reizung von System D bzw. H zu Unterschieden in der Reaktion, die durch die bereits formulierte Hypothese befriedigend erklärt werden können.

Die Frage, welcher Anteil des von den Rhabdomeren R 1-6 aufgenommenen Reizlichts von diesen durch Streuung auf die Rhabdomere R 7 und R 8 weitergegeben wird, ist durch weitere quantitative Untersuchungen zu klären.

Aufgrund der grossen Ähnlichkeit von Richtungsorientierung und Höhenorientierung ist es wahrscheinlich, dass sich dieser Befund für die anderen Freiheitsgrade verallgemeinern lässt. Aus dem hier erhobenen Befund kann nicht geschlossen werden, dass die Perzeption von Bewegung durch das System H auch hinreichend für das Zustandekommen der Höhenorientierung ist. Es ist aber wahrscheinlich, dass durch Reizung des Systems D allein keine Orientierungsreaktion erzeugt werden kann, wohl aber eine richtungsspezifische optomotorische Reaktion.

Untersuchungen an optomotorischen Mutanten der Fruchtfliege Drosophila, deren Wildtyp ein Orientierungsverhalten zeigt, das dem von Musca entspricht, Götz (persönliche Mitteilung), Zimmermann (1973), stützen die Hypotehse, dass die vom System H perzipierten Lichtflüsse notwendig für die Orientierungsreaktion sind: Einige Mutanten, denen das System D entweder ganz oder teilweise fehlt, die aber hinsichtlich des Systems H intakt sind, zeigen (mit einer Ausnahme) ungestörte Richtungsorientierung. Entsprechend zeigen andere Mutanten, denen das System H fehlt, die aber im System D ungestört sind, keine Richtungsorientierung, Heisenberg (in Vorbereitung).

Diese Befunde sind ausserdem ein Hinweis darauf, dass die vom System H perzipierten Lichtflüsse möglicherweise auch hinreichend für das Zustandekommen der Orientierungsreaktionen sind. Eine eindeutige Beantwortung dieser Frage kann nur durch weitergehende experimentelle Untersuchungen erfolgen.

LITERATUR

Braitenberg, V.: Patterns of projection in the visual system of the fly. I. Retina-lamina projections. Exp. Brain Res. 3, 271-298 (1967).

Braitenberg, V. and H. Hauser-Holschuh: Patterns of projection in the visual system of the fly. II. Quantitative aspects of second order neurons in relation to models of movement perception. Exp. Brain Res. 16, 184-209 (1972).

Braitenberg, V. and N.J. Strausfeld: Principles of the mosaic organisation in the visual systems neuropil of Musca domestica L. Hdb. of Sensory Physiology Vol. VII, 3A, 1-16, Springer Heidelberg (1973).

Cajal, S.R. und D. Sanchez: Contribucion al conocimiento de los centros nerviosos de los insectos. Parte 1. Retina y centros opticos. Trab. Lab. Invest. Biol. Univ. Madrid 13, 1-168 (1915).

Eckert, H.: Die spektrale Empfindlichkeit des Komplexauges von Musca. (Bestimmung aus Messungen der optomotorischen Reaktion). Kybernetik 9, 145-156 (1971).

Eckert, H.: Optomotorische Untersuchungen am visuellen System der Stubenfliege Musca domestica. Kybernetik 14, 1-23 (1973).

Fermi, G. und W. Reichardt: Optomotorische Reaktionen der Fliege Musca domestica. Kybernetik 2, 15-28 (1963).

Franceschini, N.: Sur le traitement optique de l'information visuelle dans l'oeil composé de la drosophile. Dissertation C.N.R.S. Nr, A.O. 3802, Paris (1972a).

Franceschini, N.: Pupil and pseudopupil in the compound eye of Drosophila. In: Information Processing in the Visual System of Arthropods. Ed. R. Wehner. Springer-Verlag, 75-82 (1972b).

Franceschini, N.: Light path and light regulation in the compound eye of flies: Fundamentals and applications. Symposium on "Receptor Optics". Darmstadt (1974). Im Druck.

Franceschini, N. und K. Kirschfeld: Les phénomenes de pseudopupille dans l'oeil composé de Drosophila. Kybernetik 9, 159-182 (1971).

Geiger, G.: Optomotor responses of the fly Musca domestica to transient stimuli of edges and stripes. Kybernetik (im Druck).

Götz, K.G.: Optomotorische Untersuchungen des visuellen Systems einiger Augenmutanten der Fruchtfliege Drosophila. Kybernetik 2, 77-92 (1964).

Götz, K.G.: Verhaltensanalyse des visuellen Systems der Fruchtfliege Drosophila. Mitt. aus d. Max-Planck-Gesellschaft 6, 346-365 (1965).

Götz, K.G.: Flight control in Drosophila by visual perception of motion. Kybernetik 4, 199-208 (1968).

Götz, K.G.: Movement discriminatin in insects. In: Processing of Optical Data by Organisms and by Machines. Rendiconti S.I.F. XLIII, Ed. W. Reichardt, Academic Press, London and New York, 494-509 (1969).

Götz, K.G. and H. Wenking: Visual control of locomotion in the walking fruitfly Drosophila. J. comp. Physiol. 85, 235-266 (1973).

Hassenstein, B. und W. Reichardt: Der Schluss von Reiz-Reaktions-Funktionen auf System-Strukturen. Z. f. Naturforschg. 8b, 518-524 (1953).

Kirmse, W. und P. Lässig: Strukturanalogie zwischen dem System der horizontalen Blickbewegungen der Augen beim Menschen und dem System der Blickbewegungen des Kopfes bei Insekten mit Fixationsreaktionen. Biologisches Zentralblatt 2, 176-193 (1971).

Kirschfeld, K.: Die Projektion der optischen Umwelt auf das Raster der Rhabdomere im Komplexauge von Musca. Exp. Brain Res. 3, 248-270 (1967).

Kirschfeld, K.: The visual system of Musca: Studies on optics, structure and function. In: Information Processing in the Visual System of Arthropods. Ed. R. Wehner. Springer-Verlag, 61-74 (1972).

Kirschfeld, K. und N. Franceschini: Optische Eigenschaften der Ommatidien im Komplexauge von Musca. Kybernetik 5, 47-52 (1968).

Kirschfeld, K. und W. Reichardt: Optomotorische Versuche an Musca mit linear polarisiertem Licht. Z. f. Naturforschg. 25b, 228 (1970).

Land, M.F. and T.S. Collett: Chasing behaviour of Houseflies (Fannia canciularis): A description and analysis. J. comp. Physiol. 89, 331-357 (1974).

Pick, B.: Visual flicker induces orientation behavior in the fly Musca. Z. f. Naturforschg. (1974). Im Druck.

Poggio, T.: Processing of visual information in flies: From a phenomenological model towards the nervous mechanisms. I. Meeting of the Italian Biophysical Society (1974). Im Druck.

Poggio, T. und W. Reichardt: A theory of the pattern induced flight orientation of the fly Musca domestica. Kybernetik 12, 185-203 (1973a).

Poggio, T. and W. Reichardt: Considerations on models of movement detection. Kybernetik 13, 223-227 (1973b).

Reichardt, W.: Autokorrelations-Auswertung als Funktionsprinzip des Zentralnervensystems (bei der optischen Wahrnehmung eines Insektes). Z. f. Naturforschg. 12b, 448-457 (1957).

Reichardt, W.: Autocorrelation, a principle for the evaluation of sensory information by the central nervous system. In: Principles of Sensory Communications. Ed. W.A. Rosenblith. John Wiley, New York, 303-317 (1961).

Reichardt, W.: The insect eye as a model for analysis of uptake, transduction and processing of optical data in the nervous system. In: The Neurosciences: Second Study Program. Ed. F.O. Schmitt. The Rockefeller University Press, New York, 494-511 (1970).

Reichardt, W.: Musterinduzierte Flugorientierung. Verhaltens-Versuche an der Fliege Musca domestica. Naturwissenschaften 60, 122-138 (1973).

Reichardt, W. and H. Wenking: Optical detection and fixation of objects by fixed flying flies. Naturwissenschaften 56, 424-425 (1969).

Reichardt, W. and T. Poggio: A theory of the pattern induced flight orientation of the fly Musca domestica II. (1974) Im Druck.

Strausfeld, N.J.: Atlas of the fly's brain. Springer-Verlag Heidelberg (1974).

Thorson, J.: Small signal analysis of a visual reflex in the locust. Kybernetik 3, 41-66 (1966).

Virsik, R.: Verhaltensstudie der visuellen Fixierung bewegter Objekte durch die Fliege Musca domestica. Dissertation, Eberhard-Karls-Universität Tübingen (1974).

Virsik, R. and W. Reichardt: Tracking of moving objects by the fly, Musca domestica. Naturwissenschaften 61, 132-133 (1974).

Wehrhahn, C. und W. Reichardt: Visual orientation of the fly Musca domestica towards a horizontal stripe. Naturwissenschaften 60, 203-204 (1973).

Zimmermann, G.: Der Einfluss stehender und bewegter Musteranteile auf die optomotorische Reaktion der Fliege Drosophila. Dissertation, Eberhard-Karls-Universität Tübingen (1973)

Herrn Professor Dr. W. Reichardt danke ich für die Anregung und Förderung der Arbeit, ihm und den Herren Dr. N. Franceschini, Professor Dr. K.G. Götz, Professor Dr. K. Kirschfeld und Dr. T. Poggio für Diskussionen und Kritik. Für Hilfe in technischen Fragen bin ich den Herren Dipl.-Phys. H. Wenking, H. Braun und Ing. M. Herre zu Dank verpflichtet. Herrn L. Heimburger danke ich für das Anfertigen der Zeichnungen und Frl. I. Geiss für das Schreiben des Manuskripts.

Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit wird das Flughöhen-Orientierungsverhalten fixiert fliegender Fliegen gegenüber der optischen Umwelt untersucht. Die mit einem schnellen Transducer gemessene Lift-Flugkraft der Fliege wird dazu verwendet, die Vertikalbewegungen eines Musterpanoramas zu steuern. Durch elektronische Simulation der Dynamik des Fluges werden für die Fliege "closed loop" Bedingungen hinsichtlich der vom Sehsystem perzipierten Umweltparameter in einem Freiheitsgrad der Bewegung hergestellt.

Das Panorama, gegenüber dem sich eine Versuchsfliege orientiert, besteht in den meisten Fällen aus einem waagrechten, dunklen, schmalen Streifen auf hellem Hintergrund (Streifenhorizont). Sie transportiert den Streifen in der Versuchsanordnung in eine stabile Lage unterhalb des Augenäquators. Um diese Position fluktuierend wird der Streifen von der Fliege quasistationär fixiert.

Die Anwendbarkeit einer linearisierten Theorie der musterinduzierten Flugorientierung, Poggio und Reichardt (1973), auf diese Höhenorientierung wird experimentell geprüft und bestätigt.

Die gleichzeitige Perzeption von Bewegungsabläufen einzelner Streifen vor beiden Komplexaugen führt zu Ergebnissen, die in Übereinstimmung mit der Hypothese sind, dass beide Teile des visuellen Systems ihre Perzeptionsresultate linear unabhängig miteinander verrechnen.

Die mittlere Leuchtdichte, bei der die Schwelle der Höhenorientierung beobachtet wird, beträgt etwa $8 \cdot 10^{-3}$ cd·m^{-2}. Bei spiegelsymmetrischer Reizung der beiden Augen mit linear polarisiertem Licht und mittleren Leuchtdichten von etwa 0,5 cd·m^{-2} wird eine Abhängigkeit der Qualität der Höhenorientierung von der Polarisationsrichtung gefunden. Aus beiden Befunden lässt sich die Hypothese ableiten, dass die Rezeptoren R 7 und/oder 8 die für das Zustandekommen der Höhenorientierung notwendigen Lichtflussänderungen rezipieren. Durch selektive Reizung der Rezeptoren R 1-6 bzw. R 7/8 in der tiefen Pseudopupille wird diese Hypothese experimentell überprüft und bestätigt.

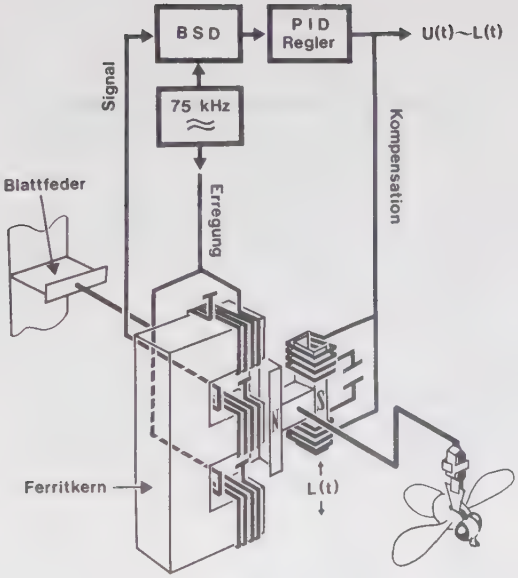


Abb. 1

Liftkompensator

Die Fliege ist an einem Pendel mit horizontaler Ruhelage aufgehängt. Die Blattfeder erlaubt nur Schwingungen in vertikaler Richtung. Der E-förmige Ferritkern trägt aussen die durch 75 kHz Wechselspannung gespeisten Erregerspulen, die so geschaltet sind, dass das Feld durch den Mittelbalken, auf dem die Signalspule angebracht ist, verschwindet. Ein Permanentmagnet, der im Schwerpunkt des Pendels angebracht ist, befindet sich gegenüber der Signalspule. Abweichungen des Pendels von der Ruhelage induzieren in der Signalspule ein 75 kHz Signal, dessen Phase von der Richtung und dessen Amplitude von der Grösse der Abweichung abhängt. Das Signal wird im Breitband-Signal-Demodulator (BSD) phasenabhängig gleichgerichtet, verstärkt und in die Kompensationsspulen eingegeben, die den der Signalspule abgewandten Pol des Permanentmagneten umgeben. Die vom Kompensationsstrom erzeugte Lorentzkraft wirkt der von der Fliege erzeugten Liftkraft entgegen. Die an einem Widerstand abgegriffene Kompensationsspannung ist proportional zu der an der Klammer angreifenden Liftkraft.

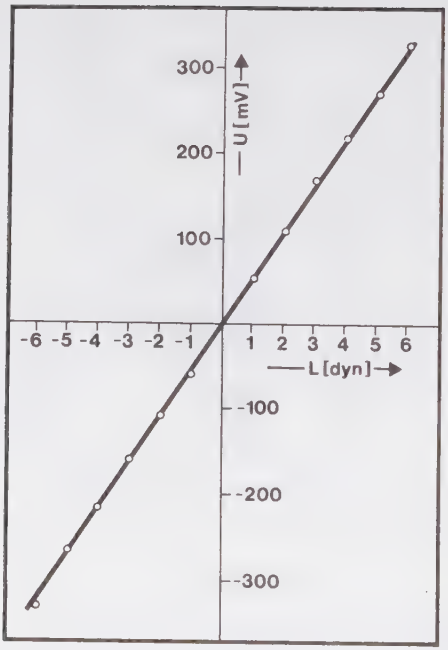


Abb. 2

Statische Eichung des Liftkompensators. Lift und Kompensationsspannung sind zueinander proportional.

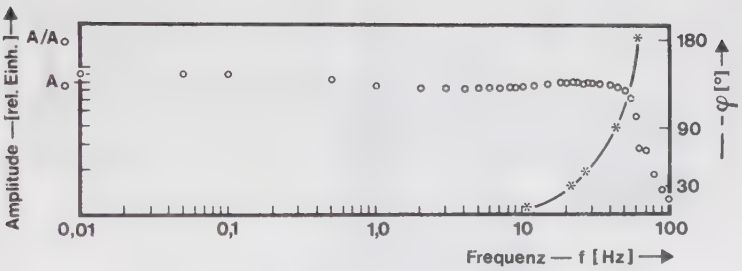


Abb. 3

Amplituden und Phasenfrequenzgang des Liftkompensators.
A_o = 2 dyn.

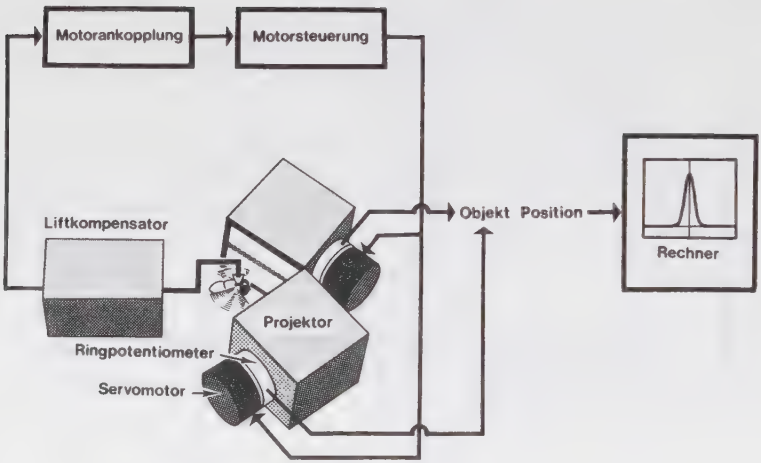


Abb. 4

Schematisierte Darstellung der experimentellen Einrichtung. Das von der Fliege erzeugte Liftsignal wird nach Transformation gemäss der Bewegungsgleichung (1) der Motorsteuerung zugeführt. Streifengeschwindigkeit und Beschleunigung können von der Fliege durch ihre Liftkraft beeinflusst werden. Einer zeitlich konstanten Liftkraft von 1 dyn entspricht eine Streifen-Geschwindigkeit von $0{,}55\ cm \cdot s^{-1}$ bei einer Ankoppelung $\frac{m}{k} = 4{,}4 \cdot 10^{-2}$ s. Der Abstand einer Versuchsfliege zur Projektorfläche beträgt 2,0 cm.

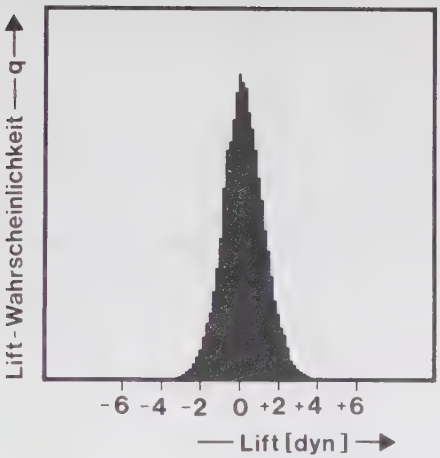


Abb. 5

Amplitudenhistogramm des Liftsignals einer Versuchsfliege, die in einer unbewegten Umwelt fliegt. Als Mittelwert, der an 5 Fliegen bestimmt wurde, ergibt sich für die Halbwertsbreite dieser Verteilung ein Wert von $\sigma = 1$ dyn. Die mittlere Projektorleuchtdichte betrug etwa 10 $cd \cdot m^{-2}$.

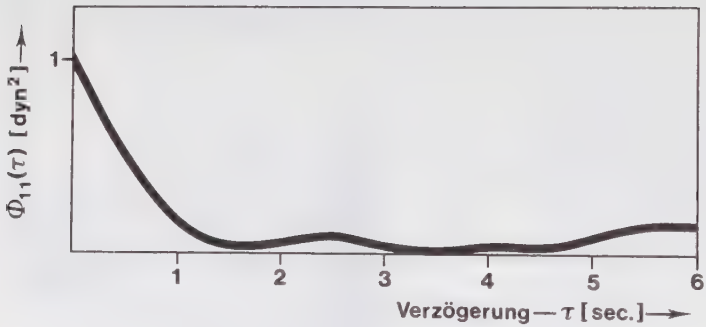


Abb. 6

Autokorrelationsfunktion $\Phi_{11}(\tau)$ des Liftsignals einer repräsentativen Versuchsfliege, die gegenüber einer unbewegten Umwelt fliegt. Die Verschiebungszeit, nach der $\Phi_{11}(\tau)$ auf den e-ten Teil des Anfangswertes abgesunken ist, beträgt τ = 0,6 s. Der Wert von $\Phi_{11}(\tau)$ an der Stelle τ = 0 ist das Quadrat der Halbwertsbreite σ im Amplitudenhistogramm des Liftsignals. Die mittlere Leuchtdichte betrug etwa 10 cd·m^{-2}. Messzeit 120 s.

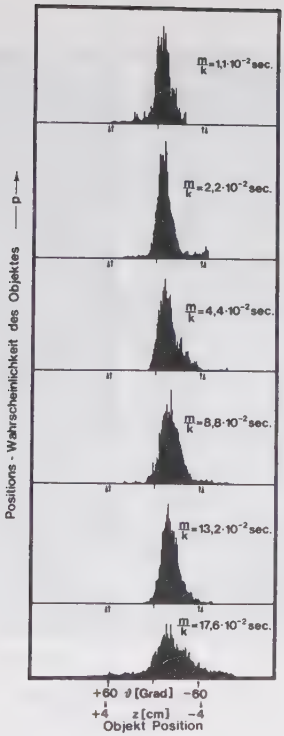


Abb. 7a

Aufenthaltswahrscheinlichkeit eines Streifens während der Fixation. Parameter beider Versuchsreihen ist die Einkopplung, die durch die Grösse m/k definiert ist. Der Kopf der Versuchsfliege ist in dieser Reihe frei beweglich. Die Masse m beträgt beim Musca-Weibchen im Mittel 20 mg. Bei der am häufigsten verwendeten Einkopplung ist $k \approx 0{,}5$ dyn·s·cm^{-1}. Die mittlere Leuchtdichte betrug etwa 10 cd·m^{-2}.

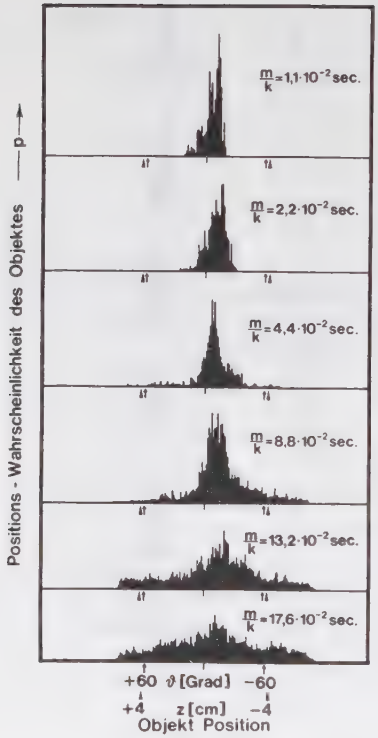


Abb. 7b

In dieser Versuchsreihe ist der Kopf der Versuchsfliege fest mit dem Thorax verbunden. Sonst wie Abb. 7a.

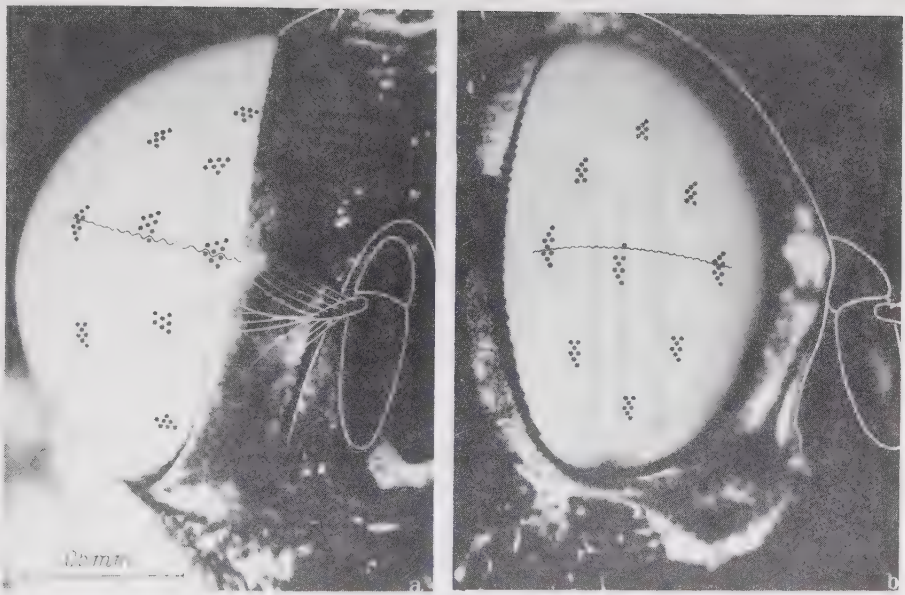


Abb. 8

Das rechte Auge eines Fliegenweibchens der weissäugigen Mutante in Aufsicht. Die geschlängelte Linie bezeichnet die ungefähre Grenze (Augenäquator) zwischen dorsalem und ventralem Augenbereich, die durch die Anordnung der Rhabdomere in den Ommatidien ausgezeichnet ist. In verschiedenen Augenbereichen sind die dort beobachtbaren Pseudopupillen eingetragen. Nach Kirschfeld (1967).

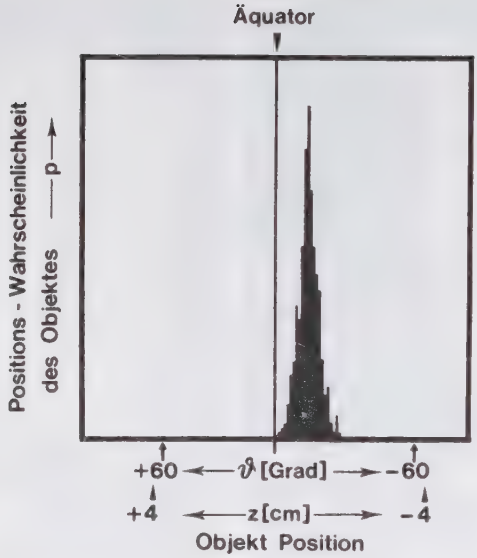


Abb. 9

Messung der mittleren Streifenposition mit einer repräsentativen Fliege relativ zur Projektion des Augenäquators auf die Projektorflächen (Pfeil). Der Schwerpunkt des Positionshistogramms liegt unterhalb der Äquatorialebene und zwar um 10^{o} bis 20^{o} verschoben. Die mittlere Leuchtdichte betrug etwa 10 $cd \cdot m^{-2}$.

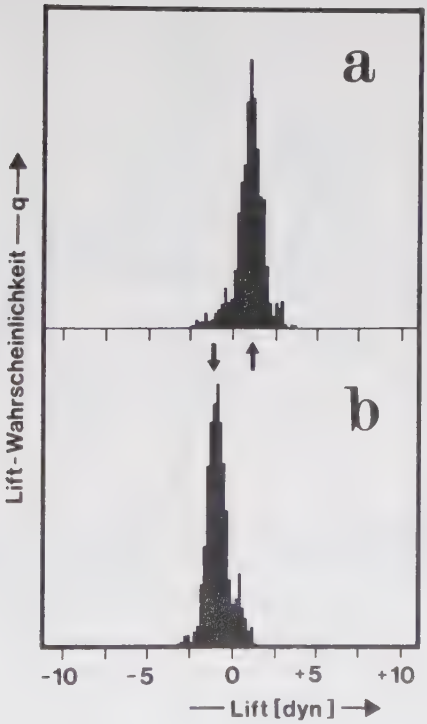


Abb. 10

Amplitudenhistogramm des Liftsignals, aufgenommen unter open-loop Bedingungen.

a - Der 7°-Streifen wurde im Gesichtsfeld der oberen Augenhälfte (mittlere Position $\vartheta = +10^{\circ}$) symmetrisch mit 6 Hz Dreiecksspannung und einer Amplitude von etwa $\pm 10^{\circ}$ bewegt.

b - Entsprechende Streifenbewegung in der unteren Augenhälfte (mittlere Position $\vartheta = -30^{\circ}$).

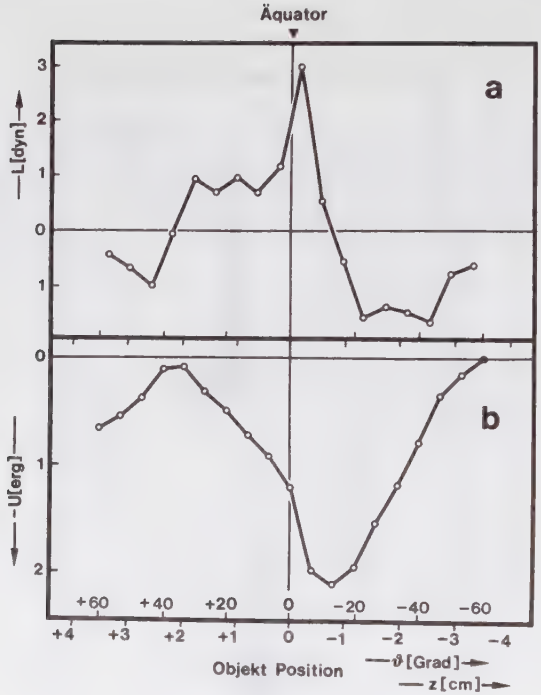


Abb. 11

a - Messung der Lift-Kraftverteilungsfunktion in Abhängigkeit von der Position ϑ bzw. z des Streifens. Der von der Fliege generierte Lift ist an das Streifenpanorama in der Weise gekoppelt, dass Abweichungen von $\pm 5^{\circ}$ vom Sollwert des mit der Geschwindigkeit $1^{\circ}\ s^{-1}$ durch das Gesichtsfeld bewegten Streifens möglich sind. Die Steigung des linearen Verlaufs in der Nähe des Nulldurchgangs beträgt $a^{*} = 2{,}75\ dyn \cdot cm^{-1}$. Mittelung aus Messungen an 7 Fliegen. Die mittlere Leuchtdichte betrug etwa $10\ cd \cdot m^{-2}$.

b - Die zu der in Abb. 11a wiedergegebenen Lift-Kraftverteilungsfunktion korrespondierende Potentialverteilung als Funktion der Streifenposition. Die Position z = 0 entspricht in dieser Abbildung der Äquatorialebene der Komplexaugen der Versuchsfliegen. Siehe auch Abb. 21.

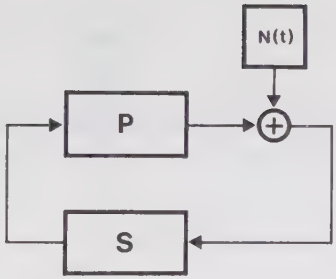


Abb. 12

Signalflussdiagramm zur konzeptuellen Trennung von optomotorischer Reaktion P und statistischer Fluktuation N(t) (Eigenverhalten). P repräsentiert den Teil des Nervensystems, der für die optomotorische Reaktion, und N den Teil, der für die Bildung der Fluktuation verantwortlich ist. S stellt Ankopplungselektronik und Motorsteuerung dar.

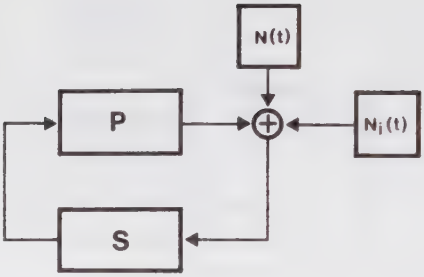


Abb. 13

Signalflussdiagramm des kritischen Experiments zur Überprüfung der Bewegungsgleichung (4) und der linearen Näherung von P in z und $\dot{z}$ in der Umgebung des Fixations-Gleichgewichts. $N_i(t)$ bezeichnet ein von aussen (also von N(t) unabhängiges) eingeführtes Rauschsignal mit gaussischer Amplitudenverteilung. Die Grenzfrequenz von $N_i(t)$ betrug 5 Hz.

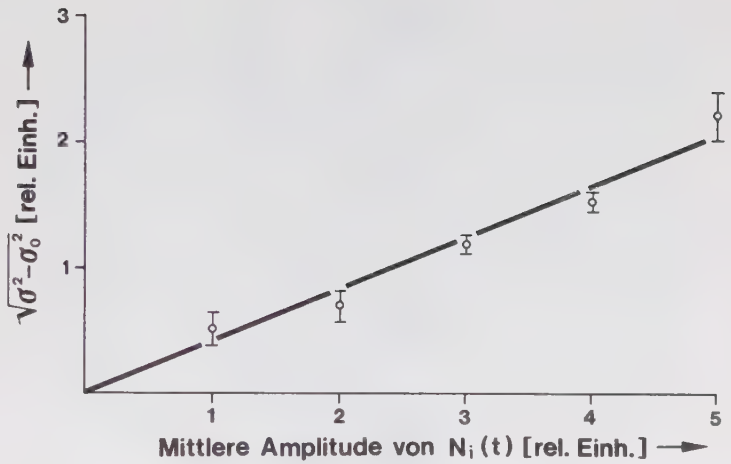


Abb. 14

Kritisches Experiment zur Überprüfung der Bewegungsgleichung (4) in der Umgebung des Fixations-Gleichgewichts. Die Punkte o charakterisieren Mittelwerte von Messungen an 5 Fliegen. Der Regressionskoeffizient beträg q = 0,98. Weitere Einzelheiten siehe Text.

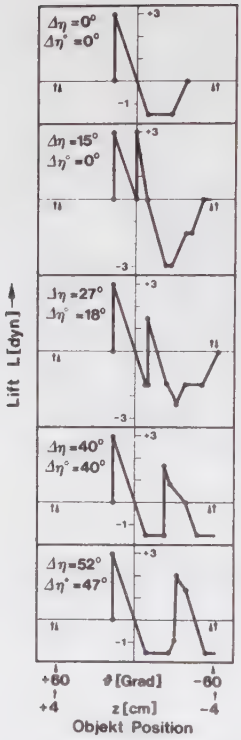


Abb. 15

Lift-Kraftverteilungen, die durch Überlagerung von zwei mit je einem Streifen gewonnenen Verteilungen L(z) erzeugt werden. Der Verlauf von L(z) wurde stark vereinfacht. Parameter ist der Abstand $\Delta\eta$ zwischen zwei Streifen. Die Nulldurchgänge mit negativer Steigung entsprechen den stabilen Positionen der Zwei-Streifen Muster während der stationären Fixationsphase. $\Delta\eta^*$ ist der zu erwartende Abstand der Schwerpunkte der Positionshistogramme. Dabei ist die zum oberen Streifen gehörende Kraftverteilung $L_1(z)$ immer so aufgetragen, dass für z = 0 gilt $L_1(z) = 0$.

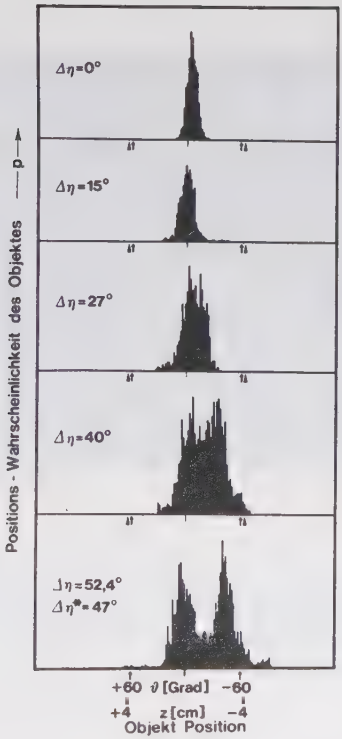


Abb. 16

Zwei-Streifen-Experiment. $\Delta\eta$ - Tatsächlicher Streifenabstand. $\Delta\eta^*$ Abstand der Schwerpunkte der Positionshistogramme voneinander. Messzeit 240 s.

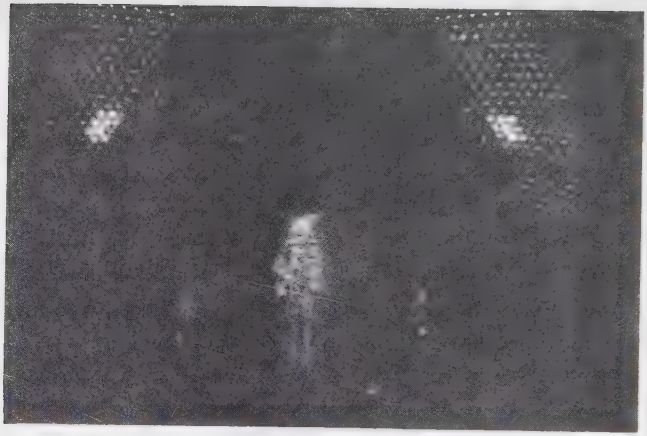


Abb. 17

Reduzierte Corneapseudopupille im binokularen Überlappungsbereich; beobachtet etwas oberhalb der Äquatorialregion.

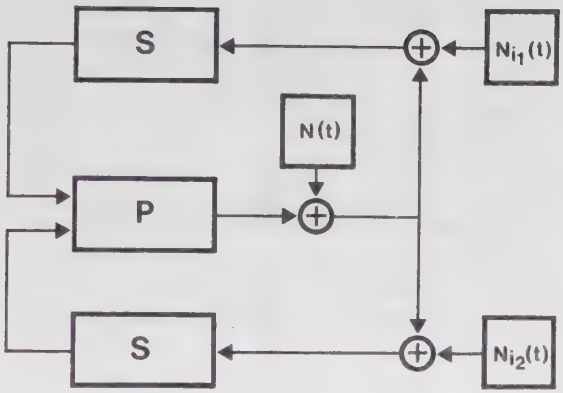


Abb. 18

Signalflussdiagramm der Anordnung, die zur Überprüfung der linearen Unabhängigkeit beider Komplexaugen verwandt wurde. $N_{il}(t)$ bzw. $N_{ir}(t)$ bezeichnen von aussen eingeführte Rauschsignale, die natürlich in Bezug auf N(t) inkohärent sind.

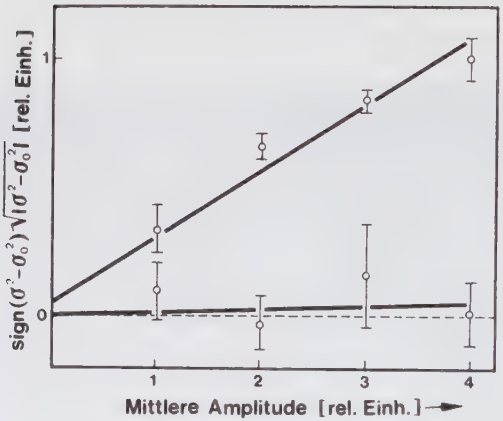


Abb. 19

Experiment zur Überprüfung der Hypothese einer linearen Unabhängigkeit beider Augen für die Perzeption vertikaler Bewegungsabläufe. Die Punkte stellen Mittelwerte von je 5 Messungen an ein und denselben 5 Fliegen dar. Die obere Gerade verbindet die aus den Messungen mit kohärentem Rauschen, die untere die aus den Messungen mit antikohärentem Rauschen gewonnenen Werte. Die Wahrscheinlichkeit dafür, dass beide Regressionsgeraden nicht signifikant verschieden sind, beträgt $p < 0{,}001$ (t-Test). Die Regressionsgerade geringer Steigung und die Abszisse stimmen im Rahmen der Fehlergrenzen sehr gut überein. Die Einführung der Grösse $\text{sign}(\sigma^2-\sigma_o^2)\ \sqrt{|\sigma^2-\sigma_o^2|}$ als Mass für die Ordinate ist notwendig, weil bei diesen Experimenten negative Werte für $(\sigma^2-\sigma_o^2)$ auftreten.

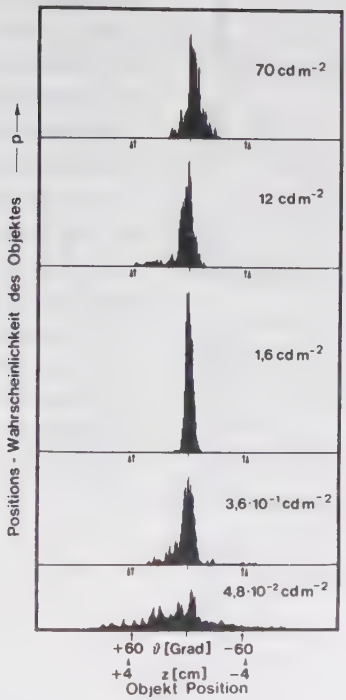


Abb. 20

Die Fixation eines Streifens bei verschiedenen mittleren Leuchtdichten der Projektorflächen. Bei diesen Experimenten betrug die Ankopplung $\frac{m}{k} = 4{,}4 \cdot 10^{-2}$ s.

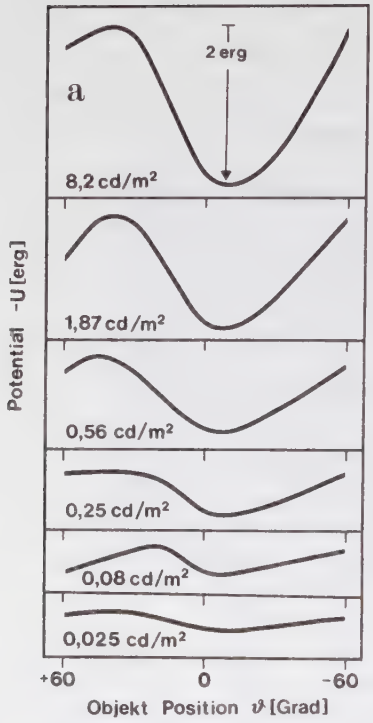
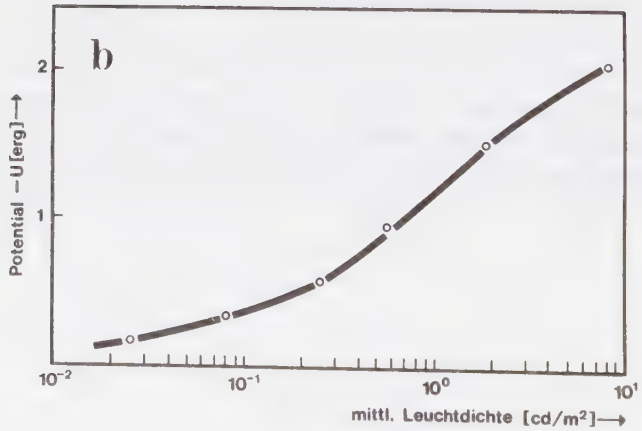


Abb.21a und b

Die Potentialtiefe U(z) in Abhängigkeit von der mittleren Leuchtdichte. Gemessen wurde die Liftkraft L(z) in Abhängigkeit von der Streifenposition z unter "open loop" Bedingungen. Die Streifengeschwindigkeit betrug etwa $1^{o}\ s^{-1}$. Die mittlere Amplitude des der Streifenbewegung überlagerten Rauschens war 3^{o}. Die Messungen wurden an einer repräsentativen Fliege in 6 Durchläufen pro Potential gewonnen.



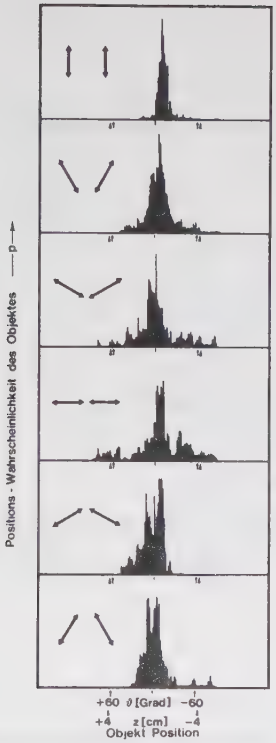


Abb. 22

Positionswahrscheinlichkeit des Objektes (Streifens) für verschiedene Polarisationsrichtungen des Reizlichtes bei einer mittleren Leuchtdichte von 0,5 $cd \cdot m^{-2}$. Die grösste Halbwertsbreite der Positionswahrscheinlichkeit wird beobachtet, wenn die Polarisationsrichtung des Reizlichtes in der Äquatorialebene der Komplexaugen liegt. Die Pfeile geben die Polarisationsrichtung des Reizlichtes an. Messerie an einer repräsentativen Fliege.

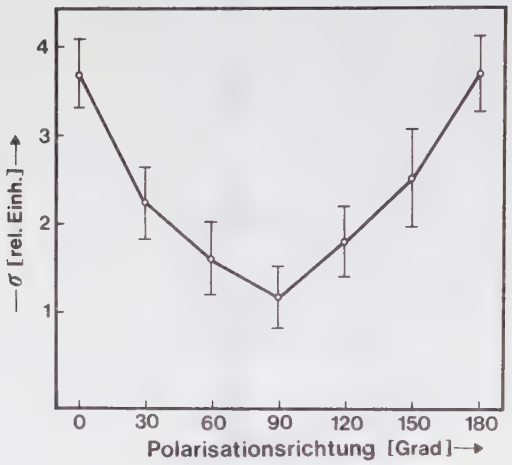


Abb. 23

Mittelwerte aus Experimenten mit 5 Fliegen der Halbwertsbreiten σ von Positionshistogrammen als Funktion der Polarisationsrichtung des Reizlichtes. Bei 0 und 180° liegt die Polarisationsrichtung in der Äquatorialebene der Komplexaugen.

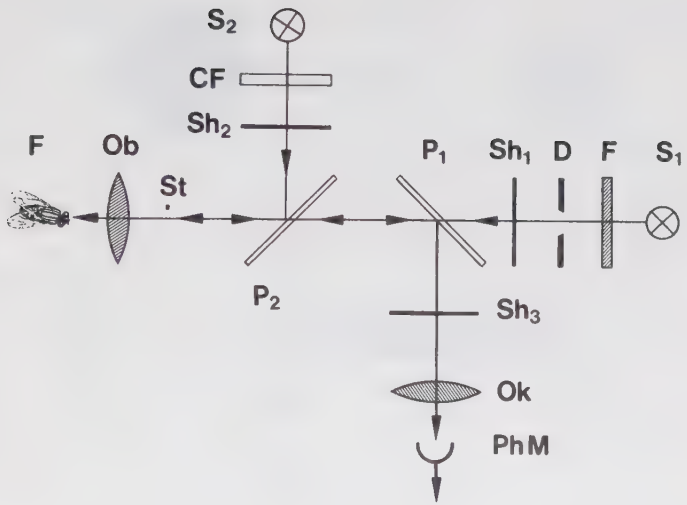


Abb. 24

Schematische Darstellung der Reizapparatur zur selektiven Beleuchtung der Systeme H und/oder D. F - Fliege; Ob - Objektiv; CF - Farbfilter (Schott OG 570); $P_{1/2}$ - halbdurchlässige Spiegel; $Sh_{1,2,3}$ - Verschlüsse; Ok - Okular; Ph m - Photomultiplier; D - Blende; F - Neutralgraufilter; S_1 - Xenonhochdrucklampe (Zeiss XBO 150 W/1); S_2 - Nimilampe.

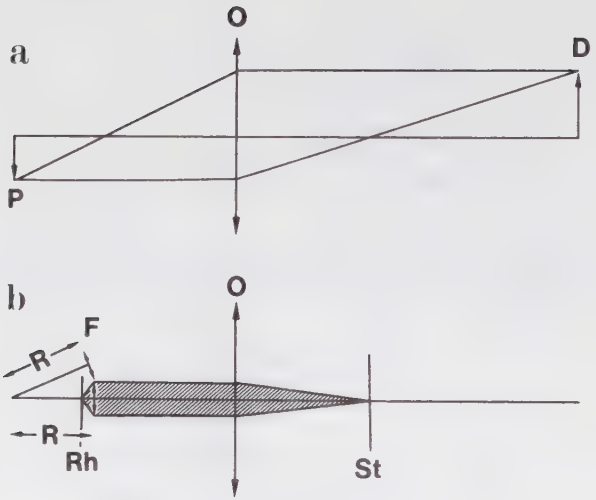


Abb. 25a

Strahlengang der Abbildung der Blende D auf die Ebene P der tiefen Pseudopupille. Das Objektiv O entwirft ein reelles Bild der Blende D in der Ebene der tiefen Pseudopupille.

Abb. 25b

Strahlengang der Abbildung des Streifens St auf die Ebene Rh der Rhabdomerspitzen. Der Streifen St befindet sich in der hinteren Brennebene des Objektiv. O - Hauptebene des Objektivs; F - Hauptebene des dioptrischen Apparats einer Facette; R - Krümmungsradius des Komplexauges.

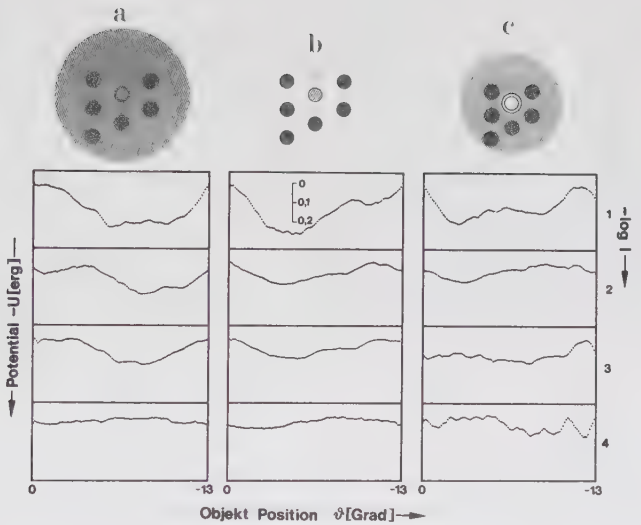


Abb. 26

Die Potentialverteilung in Abhängigkeit von der mittleren Beleuchtungsstärke bei Reizung von a) System D und H; b) System H; c) System D. Die verschiedenen Beleuchtungsstärken wurden mit verschiedenen Neutralgraufiltern eingestellt. Die Beleuchtungsstärke I ist in logarithmischen Einheiten (zur Basis 10) angegeben. z = 0 repräsentiert etwa die Äquatorialebene.

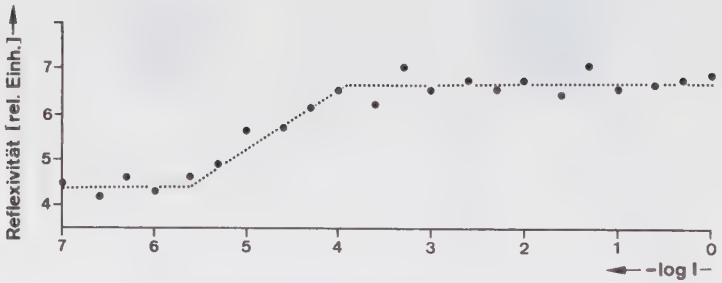


Abb. 27

Reflexivität der tiefen Pseudopupille als Funktion der Beleuchtungsstärke I, hervorgerufen durch die Lichtquelle S_1 (Abb. 24). Die Messdaten wurden an derselben Fliege gewonnen, die bei den in Abb. 26 wiedergegebenen Potentialen in der tiefen Pseudopupille als Versuchstier diente.

Lebenslauf

Christian Wehrhahn

Ich wurde am 17. Dezember 1941 als erstes Kind der Ärztin Dr. Ingeborg Wehrhahn und des o. Professors der Rechte Dr. Herbert Wehrhahn in Tübingen geboren. Meine Kindheit verbrachte ich in Berlin, Salzburg, Ravensburg und Flacht Krs. Leonberg. Ich besuchte die Grundschulen in Flacht und Kirchheim/Teck und die humanistischen Gymnasien in Kirchheim, Dinkelsbühl und Tübingen. Im Frühjahr 1962 legte ich am Uhlandgymnasium in Tübingen die Reifeprüfung ab. Anschliessend musste ich 18 Monate Wehrpflicht ableisten. Vom WS 1963/64 bis zum WS 1969/70 studierte ich in Göttingen Physik. Vom WS 1968/69 bis zum WS 1969/70 fertigte ich an der Universitäts-Sternwarte in Göttingen unter der Leitung von Professor Kippenhahn eine Diplomarbeit an. Im Mai 1970 legte ich die Diplomhauptprüfung in Physik ab. Am 1. November 1970 trat ich als Doktorand bei Professor Reichardt in das Max-Planck-Institut für biologische Kybernetik ein. Meine Dissertation ist aus dem Gebiet der experimentellen Verhaltensphysiologie, deren engerer Rahmen durch die Arbeiten über die musterinduzierte Flugorientierung bei Musca der Arbeitsgruppe von Professor Reichardt gegeben ist. Ich bin seit dem Frühjahr 1971 verheiratet und habe eine zwei Jahre alte Tochter.

Meine akademischen Lehrer waren die Professoren Borchers, Brockmann, Christian, Flammersfeld, Glemser, Heuss, Hilsch, Kippenhahn, Kneser, Lüders, Lyra, Meyer, Müller, Reichardt, Scheibe, Varjú, Weigert.